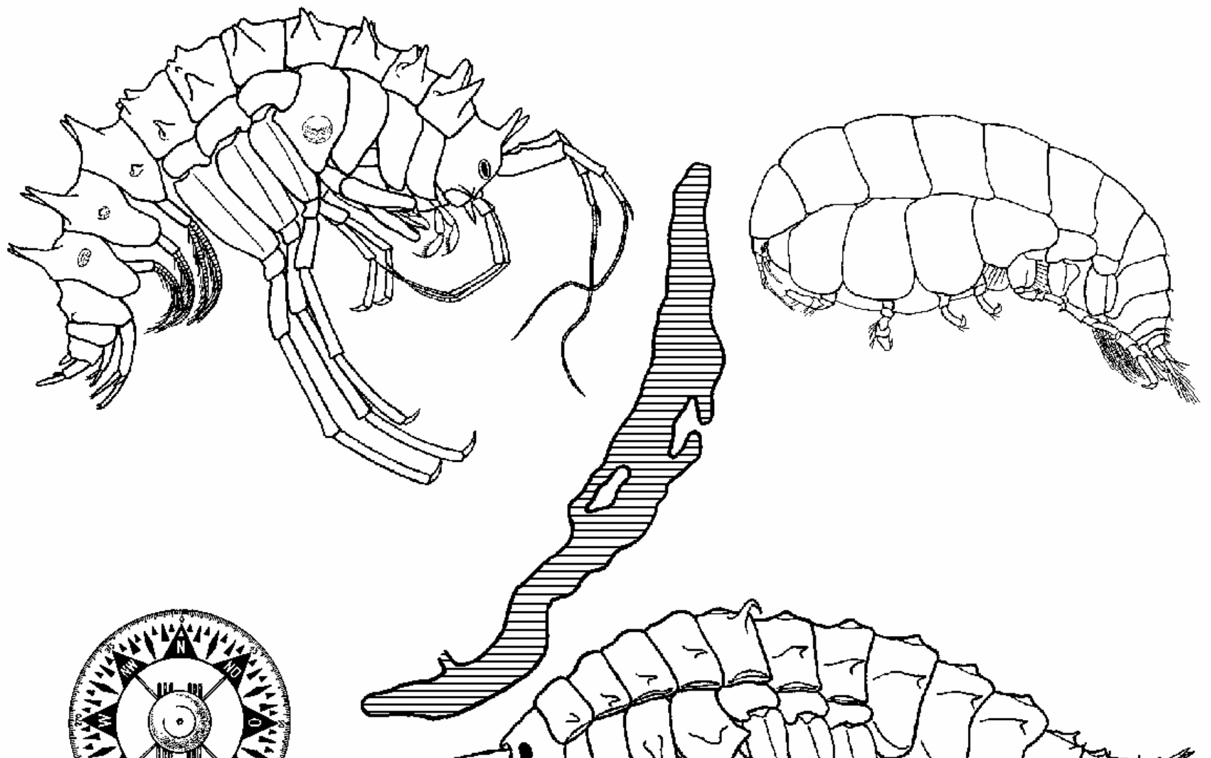
В.В. Тахтеев

ОЧЕРКИ О БОКОПЛАВАХ ОЗЕРА БАЙКАЛ

(Систематика, сравнительная экология, эволюция)



Тахтеев В.В.

Монография

Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция)

Редактор Л.Н. Яковенко

Компьютерный набор и верстка Г.Ф.Перязева

ИБ №1258. Гос. лизенция ЛР 040250 от 13.08.97г. Сдано в набор 12.05.2000г. Подписано в печать 11.05.2000г. Формат 60 x 84 1/16. Печать трафаретная. Бумага белая писчая. Уч.-изд. л. 12.5. Усл. печ. 12.6. Усл.кр.-отт.12.7. Тираж 500 экз. Заказ

Государственное предприятие

Издательство Иркутского университета

664000, г.Иркутск, бульвар Гагарина, 20.

Отпечатано в Глазковской типографии.

664074, г.Иркутск, ул. Гоголя, 53

В.В.ТАХТЕЕВ

ОЧЕРКИ О БОКОПЛАВАХ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Систематика, сравнительная экология, эволюция

Издательство Иркутского университета
2000

УДК 595.371 (282.256.341)(571.5)
Т 24
ББК Е081+Е685] (2р54)

Ответственный редактор: канд. биол. наук **И.В.Механикова**

Рецензенты: доктор биологических наук **А.С.Плешанов;**
кандидат биологических наук **Н.Г.Мельник**

Т 24 **Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция)** – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – 355 с.

В монографии критически рассматривается современная система байкальских амфипод, проводится ее ревизия на уровне семейств. Также пересматриваются несколько родов амфипод с различным образом жизни (*Pallasea, Acanthogammarus, Parapallasea, Ommatogammarus*). Особое внимание уделено систематике паразитического рода *Pachyschesis*, с описанием 12 новых для науки видов; дана характеристика их образа жизни, паразито-хозяинной специфичности; рассматриваются общие закономерности, связанные с переходом ракообразных к паразитизму. Описываются основные направления эндемичной эволюции байкальской фауны бокоплавов, эволюционные параллели между амфиподами Байкала и морских водоемов. Дается полный список валидных семейств, родов и видов байкальских бокоплавов.

Для научных работников – зоологов, гидробиологов, байкаловедов, специалистов в области теории эволюции, преподавателей, аспирантов и студентов вузов.

ББК Е081+Е685](2р54)

Takhteev V.V. Esseyes on the amphipods of Lake Baikal (systematics, comparative ecology, evolution) – Irkutsk: Irkutsk State University Press, 2000. – 355 p.

In the monography recent system of baikalian amphipods is critically examined, its revision at a level of families will be carried out. A few genera of amphipods with a various lifestyle (*Pallasea, Acanthogammarus, Parapallasea, Ommatogammarus*) are also reconsidered. The special attention is given to the systematics of a parasitic genus *Pachyschesis*, with the description 12 species new for the science; their lifestyle and parasit-hosts specifity are characterized; general laws, connected with the transition of crustacean to the parasitism, are considered. The basic trends of an endemic evolution of the baikalian fauna of amphipods, evolutionary parallels between amphipods of Baikal and marine basins are described. The complete list of valid families, genera and species of baikalian Amphipoda is given.

For the scientists – zoologists, hydrobiologists, baikalogists, experts in the theory of the evolution, teachers of high schools, students and post-graduate students.

Издание осуществлено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 98-04-62154.

РФФИ

ISBN 5-7430-0123-5

© Тахтеев В.В., 2000

СОДЕРЖАНИЕ

Введение **3**

Глава 1. Критический анализ системы байкальских бокоплавов **13**

Глава 2. Таксономические очерки некоторых родов байкальских амфипод **47**

2.1. К систематике родов *Pallasea* Bate, 1862, *Acanthogammarus* Stebbing, 1899 и *Burchania* gen. nov. **47**

2.2. К систематике рода *Parapallasea* Stebbing, 1899 **104**

2.3. К систематике рода *Ommatogammarus* Stebbing, 1899 **121**

Глава 3. Систематика, экология и эволюция паразитических амфипод семейства Pachyschesiidae Tachteew, 1998 **128**

3.1. История исследований **128**

3.2. Таксономия **130**

3.3. Филогенетические отношения **245**

3.4. Экология и эволюция **251**

3.5. Роль в экосистеме Байкала **270**

Глава 4. Байкальские бокоплавы и явление эволюционных параллелизмов **272**

4.1. О природе эволюционных параллелизмов **272**

4.2. Жизненные формы байкальских амфипод **276**

4.3. Экологически обусловленные параллелизмы **284**

4.4. Номогенетические параллелизмы **289**

Глава 5. Направления эволюции бокоплавов в озере Байкал **294**

5.1. Батиметрическая дифференциация (дифференциация по зонам глубин) **295**

5.2. Дифференциация по сезону размножения **298**

5.3. Ярусная дифференциация **302**

5.4. Субстратная дифференциация **306**

5.5. Трофическая дифференциация **307**

5.6. Переход к марсупиальному паразитизму **309**
5.7. Возникновение гигантских форм **310**
5.8. Возникновение карликовых форм (гипоморфоз) **311**
5.9. Освоение соровых условий обитания **314**
5.10. Географическая дифференциация **316**
5.11. Заключение **318**
Послесловие **321**
***Приложение*: Список семейств, родов и видов байкальских бокоплавов** **325**
Литература **336**

«...Мы нашли фауну Байкала весьма богатою и разнообразною, а также вскоре убедились в недостаточности наших средств для того, чтобы справиться с изобилием материала и трудностями, с которыми сопряжено его добывание, равно и в том, что нужен еще будет труд многих сил, прежде чем фауна Байкала сделается вполне известною».

Б.И.Дыбовский (1875)

ВВЕДЕНИЕ

Бокоплавы, или амфиподы (Crustacea, Amphipoda) являются одним из таксономически богатых отрядов высших ракообразных, широко освоивших самые различные условия обитания в морских и пресноводных экосистемах. К началу 90-х годов XX века в составе отряда насчитывалось около 6300 видов; наибольшая их часть – 5750 видов – относится к подотряду гаммарид (Gammaridea). Количество видов пресноводных Gammaridea составляет около 1000, в том числе 400 принадлежат к числу обитателей подземных вод и пещерных водоемов (Gruner et al., 1993).

Распределение пресноводных видов бокоплавов на нашей планете очень неравномерное. С одной стороны, имеются территории, очень бедные видами амфипод (например, большую часть Сибири населяет лишь один вид *Gammarus lacustris* Sars); с другой, в ряде регионов наблюдаются центры таксономического разнообразия и неоэндемичного видообразования этой группы животных. К их числу относится, в частности, Балканский полуостров, горные системы Центральной Азии. Однако наиболее разнообразна фауна амфипод, населяющая древнее озеро Байкал – глубочайший пресноводный водоем мира. С учетом проведенных в последнее время частичных таксономических ревизий, в том числе представленных в данной книге, можно констатировать, что в Байкале обитают 272 вида и 76 подвидов бокоплавов, распределенные по 6 семействам и 41 роду (см. список в приложении). Несложный подсчет показывает, что даже без учета таксонов подвидового уровня в Байкале обитает 4,3% всей мировой фауны амфипод и 45,3% пресноводных амфипод, населяющих поверхностные водоемы мира. И это при том, что далеко не все виды, слагающие байкальскую фауну, известны науке, и почти ежегодно в ее составе открываются новые формы амфипод. Кроме того, бокоплавы – это одна из таксономически наиболее богатых групп байкальской фауны; по данным на 1997 г., они достигали 10% от общего числа видов водных животных этого озера, составлявшего 2565 (Timoshkin, 1997). В этом отношении амфиподы уступают только инфузориям, которых в Байкале насчитывается свыше 455 сво-

бодноживущих, комменсальных и паразитических видов (Timoshkin, 1997). Однако по числу эндемичных форм и видов неэндемичных, но имеющих байкальский генезис, амфиподы, по всей видимости, находятся на первом месте.

Такое экстремально высокое разнообразие бокоплавов, сосредоточенное в водоеме площадью 31500 км^2, представляет огромный научный интерес. В частности, крайне заманчивы перспективы эволюционно-биологических исследований. Байкальские амфиподы, являясь в основном активно подвижными животными, обезоруживают один из «классических» постулатов, превратившийся в догму – о непременно медленном, постепенном характере эволюционного процесса, сопряженного с обязательной пространственной изоляцией дивергирующих форм. Исследователи Байкала уже неоднократно констатировали взрывообразный характер эволюции ряда групп его фауны (подчеркнем – в пределах одного, пусть даже и крупного, озера!), однако к познанию механизмов этого процесса пока только подступают.

Первые виды байкальских амфипод были описаны П.С. Палласом (в 1776 г.) и Г. Герстфельдтом (1859 г.). Однако приоритет открытия огромного таксономического разнообразия этой группы животных в Байкале принадлежит легендарному польскому исследователю Б.И. Дыбовскому. Его монографии, содержащие описания десятков новых по тому времени видов, изданные параллельно на немецком и русском языках (Dybowsky, 1874; Дыбовский, 1875), сыграли огромную роль в привлечении внимания научного сообщества к уникальной фауне Байкала и во многом определили судьбу ее дальнейших исследований.

В последующем работы по байкальским амфиподам, принадлежащие ныне к числу классических, выпущены доцентом Казанского университета В.П. Гаряевым (1901), профессором Киевского университета В.К. Совинским (1915), основателем первой постоянно действующей научной станции на Байкале профессором В.Ч. Дорогостайским (1916, 1922, 1930 и др.). Работы Байкальской экспедиции Академии наук СССР под руководством Г.Ю. Верещагина, а впоследствии руководимой им Байкальской лимнологической станции, принесли материал для капитального исследования амфипод Байкала, проведенного А.Я. Базикаловой, и завершившегося публикацией ее монографии «Амфиподы озера Байкала» (1945). До сегодняшнего дня эта книга остается единственным определителем по байкальским бокоплавам, охватывающим все их роды, за исключением установленных позднее этим же автором.

В 40 – 70-х годах вышла в свет целая серия работ А.Я. Базикаловой, посвященная систематике, экологии, продукционной биологии, распространению и эволюции бокоплавов Байкала (Базикалова, 1948а,б, 1951, 1954а,б, 1959, 1962, 1971, 1975а,б; Базикалова, Талиев, 1948; и др.). Были проведены осмометрические исследования полостной жидкости различных байкальских видов (Базикалова и др., 1946а,б). Биологией размножения литоральных амфипод Байкала занимался также Г.Б. Гаврилов (1949,

1950), а питанием, количественными показателями и популяционной биологией пелагического вида *Macrohectopus branickii* – И.К. Вилисова (1951, 1962) и Е.П. Николаева (1964, 1967; Кожов, Николаева, 1973). Большой вклад в изучение биологии байкальских амфипод, их распределения в озере и роли в сообществах внесла М.Ю. Бекман (1958, 1959, 1962, 1983а,б, 1984, 1986; Бекман, Базикалова, 1951; и др.). В частности, она продемонстрировала, что сообщества зообентоса Байкала могут хорошо выявляться на основе доминирующих форм амфипод. В сотрудничестве с зарубежными коллегами ею проводились физиологические исследования; определялась реакция гаммарид Байкала на высокое гидростатическое давление и его влияние на температурную преференцию рачков (Брауер и др., 1980; Brauer et al., 1980, 1984). Эколого-физиологические, биохимические и токсикологические исследования производились и многими другими специалистами (Бочкарев, Куренных, 1964; Галазий, 1980; Галазий и др., 1989; Камалтынов, 1983; Косолапов, Синева, 1982; Колупаев, Крекешева, 1987; Колупаев, Шеврук, 1979; Куренных, 1970; и др.). Это только часть работ, опубликованных в послевоенное время до 80-х годов включительно.

В результате сложилось мнение, что данная группа животных относится к числу таксономически наиболее изученных, хотя остался еще ряд «трудных» родов, нуждающихся в ревизии (Линевич, 1991).

На деле же ситуация оказалась гораздо сложнее. В пересмотре нуждаются многие роды байкальских амфипод; накопился целый ряд таксономических проблем, требующих решения. Запутанность в систематике байкальских амфипод констатирована в обзорной статье Р.М. Камалтынова (1992). Наличие этого обзора избавляет нас от необходимости останавливаться на всех номенклатурных актах, произведенных в отношении бокоплавов разными авторами в 70 – 80-е годы. Отметим только, что не все предложенные новшества достаточно обоснованы, о чем будет сказано в последующих главах книги.

В последние 15 лет исследования байкальских амфипод развивались по различным направлениям. Нами проведено несколько таксономических ревизий отдельных родов – *Poekilogammarus* (Тахтеев, 1992б; Tachteew, 1995; Тахтеев, 2000а), *Plesiogammarus* (Takhteev, 1997), *Odontogammarus* (Тахтеев, 1999б). Один из описанных В.К. Совинским (1915) видов – *Echinogammarus borealis*, «потерянный» в работах последующих авторов и не упоминавшийся ими, был синонимизирован с *Carinogammarus cinnamomeus* (Dybowsky) (Тахтеев, 1992а, 1993а). Сделана попытка подойти к ревизии самого трудного и полиморфного рода байкальских амфипод – *Eulimnogammarus* – с точки зрения фенетической систематики (Morino, Kamaltynov, 1997). Для уточнения филогенетических взаимоотношений байкальских бокоплавов впервые проведены их электрофоретические (Матёкин и др., 1997), кариологические (Salemaa, Kamaltynov, 1994) и молекулярно-биологические исследования (Огарков и др., 1997; Огарков, 1999; Sherbakov et al., 1998, 1999; Väinölä, Kamaltynov, 1999; Ogarkov et al., 2000; Väinölä et al., 2000; и др.). Опубликованы результаты исследований гене-

тического полиморфизма в популяциях прибрежного вида *Eulimnogammarus cyaneus* (Mashiko et al., 1997, 1999, 2000; Mashiko, 2000).

Из работ экологического профиля отметим исследования распределения амфипод в Северном Байкале (Механикова, Тахтеев, 1991), в глубинной зоне озера (Тахтеев, Механикова, 1996), их роли в донных биоценозах прибрежной отмели в районе Байкальской биостанции ИГУ (пос. Большие Коты) (Кравцова и др., 1991, 1998; Kravtsova, 2000; и др.), в зоне прибоя в этом же районе (Вейнберг, 1995; Вейнберг и др., 1995; Вейнберг, Камалтынов, 1998а,б; Morino et al., 1999; Weinberg, 2000), в консорции эндемичной байкальской губки *Lubomirskia baicalensis* (Kamaltynov et al., 1993) и на больших глубинах Байкала (Тахтеев и др., 1993). Проведены также популяционно-биологические исследования трех прибрежных видов рода *Eulimnogammarus* (Morino et al., 1999) и двух видов из рода *Pachyschesis*, населяющих марсупиумы и жаберные полости более крупных амфипод; при этом был подтвержден паразитический характер связи с хозяевами, а также открыто большое таксономическое разнообразие в пределах этого паразитического рода (Тахтеев, Механикова, 1993; Тахтеев, 1994б, 1998б). Изучалась также структура таксоценозов (сообществ) амфипод в ряде районов Северного Байкала (Механикова, Тахтеев, 1992; Тахтеев и др., 2000б). Вновь после давней работы А.Я. Базикаловой и Д.Н. Талиева (1948) был затронут вопрос о вероятной коэволюции амфипод и подкаменщиковых рыб в связи с пищевой специализацией последних (Сиделёва, Механикова, 1990). Построена система жизненных форм байкальских бокоплавов (Тахтеев, 2000б).

Были проведены также первые исследования ультрамикроскопического строения кутикулы видов амфипод, входящих в различные экологические группы, в результате чего описана межвидовая и возрастная изменчивость органов «боковой линии» (Механикова и др., 1995; Тимошкин и др., 1995а) – сенсорной системы, сравнительно недавно открытой в этом отряде ракообразных (Platvoet, 1985; Steele, 1991). Сделано подробное морфологическое переописание планктонного байкальского бокоплава *Macrohectopus branickii* (Тимошкин и др., 1995б) с характеристикой микроморфологических особенностей; для изучения ежесуточных вертикальных миграций этого вида впервые применены гидроакустические методы (Rudstam et al., 1992; Melnik et al., 1993; Мельник и др., 1995)[1]. С помощью нового в байкаловедении метода стабильных изотопов уточняется положение *M. branickii* в пищевой сети пелагиали Байкала (Joshii et al., 1999).

Возобновились паразитологические исследования байкальских амфипод. Составлен список видов, которые на данный момент зарегистрированы в качестве промежуточных хозяев гельминтов (Baldanova et al., 2000). Изучение распределения грегарин, паразитирующих в амфиподах из раз-

---

[1] Ранее был предложен метод определения местоположения скоплений макрогектопуса на основании измерений относительной прозрачности воды прозрачномером (Шерстянкин, Каплин, 1973).

личных мест обитания, показало, что эти паразиты населяют рачков, обитающих в водах открытого Байкала, и исчезают при продвижении вглубь теплого и мелководного Чивыркуйского залива (Крицкая, 2000).

Физиологические исследования байкальских амфипод проведены с целью познания их осмотических адаптаций в условиях глубоководного пресного водоема (Zerbst-Boroffka et al., 1998, 1999, в печати), температурной устойчивости (резистентности) этих организмов и выяснения диапазона температур, предпочитаемых видами с различным образом жизни (Тимофеев и др., 1997, 2000а, 2000б; Тимофеев, 2000). Эти вопросы непосредственно связаны с проблемой выявления абиотических факторов, ограничивающих распространение байкальских форм вне Байкала, и причин несмешиваемости байкальской и палеарктической фаун. Для раскрытия этой проблемы важными представляются выявленная в эксперименте реакция избегания общесибирским видом амфипод *Gammarus lacustris* байкальской воды (Стом, Тимофеев, 1999), а также первая находка в Байкальском регионе другого представителя рода *Gammarus*, оказавшегося новым для науки видом и населяющего холодные и богатые кислородом горные водотоки хребта Хамар-Дабан (Тахтеев, Механикова, 2000).

Обоснована новая гипотеза, объясняющая наблюдаемое в Байкале и антарктических морях явление «полярного гигантизма» амфипод, ставящая размеры тела наиболее крупных видов в зависимость от содержания кислорода в воде (Chapelle, Peck, 1999, 2000; Peck, Chapelle, 1999).

Тем не менее, несмотря на произошедшую активизацию разноплановых исследований байкальских амфипод, положение в систематике этой группы по-прежнему оставляет желать лучшего. Прежде всего, в литературе появляется все больше различий в употреблении названий многих видов, в определении их родовой принадлежности. Этот процесс начался после выхода известной монографии Дж.Л. и Ч.М. Барнардов (Barnard, Barnard, 1983), в которой произведено довольно много номенклатурных изменений в отношении байкальских амфипод без достаточного обоснования или даже вообще без такового. Произвольное обращение с номенклатурой допускается и в работах некоторых российских исследователей. Дискутируется вопрос о количестве семейств, к которым принадлежат байкальские виды. Определять амфипод становится все сложнее из-за нехватки литературы с иллюстрированными описаниями и определительными ключами. Определители А.Я. Базикаловой (1945, 1962, 1975) стали библиографическими редкостями. Недавно выпущенный мною, рассчитанный на студентов мини-определитель бокоплавов прибрежной зоны Байкала в районе Больших Котов (Тахтеев, 1993б) не решает назревшую проблему.

Все это диктует необходимость основательного наведения порядка в систематике байкальских амфипод и подготовки нового, современного определителя по ним. Данная монография является очередным этапом на пути к этой перспективной цели. В ней обосновывается предлагаемый подход к ревизии всей системы амфипод Байкала, предлагается ее новый вариант, выработанный с позиции классической морфологической система-

тики, а также содержится новый ключ для определения всех родов, представленных в Байкале. Помимо этого, публикуются результаты таксономической ревизии пяти отдельно взятых родов, характеризующихся различным образом жизни: преимущественно фитофильных *Pallasea*, нектобентических *Acanthogammarus* и *Parapallasea*, некрофагов *Ommatogammarus* и паразитов более крупных амфипод *Pachyschesis*. Переработанные роды также снабжены новыми ключами для определения видов. Для полного представления о составе семейств и родов в конце книги имеется контрольный список, вмещающий все описанные на данный момент виды байкальских амфипод. Я счел целесообразным дать его, так как с момента подготовки последнего, недавно опубликованного списка видов (Bekman et al., 1998) система этих животных претерпела существенные изменения. Автор надеется, что эта книга будет полезной всем, кто в своей работе сталкивается с необходимостью определения байкальских бокоплавов.

Проводившиеся многочисленными специалистами разнообразные исследования амфипод Байкала нуждаются в их объединении единой теоретической связующей «нитью». В качестве такой нити мне представляется *проблема эволюции* этих животных в пределах крупного, но все-таки одного пресноводного водоема, которая может включать множество аспектов: морфологические и физиологические адаптации, действующие в пределах озера эволюционные факторы, развитие фауны амфипод в ходе формирования котловины Байкала, возможные параллели с другими водными экосистемами и т.д. Поэтому вторая часть работы носит эколого-эволюционную направленность. В ней получает дальнейшее развитие характеристика основных направлений (тенденций) автохтонной эволюции бокоплавов в Байкале, построенная автором на основании литературных и собственных материалов (Тахтеев, 1994а,б, 1997, 1998а; Takhteev, 2000). Кроме того, делается попытка провести эволюционные параллели между байкальскими амфиподами и высшими ракообразными морских водоемов и выявить у них как экологические, так и номогенетические (не объясняемые конвергенцией) сходства.

Материал, методика и терминология

Материал собирался автором в ряде научных экспедиций по Байкалу, проходивших в 1987-2000 гг., в том числе на судах Лимнологического института СО РАН («Г.Ю. Верещагин», «Г. Титов», «В.А. Обручев») и Научно-исследовательского института биологии при Иркутском государственном университете («М.М. Кожов»), а также с лодок при помощи драги, дночерпателя и ручной лебедки (в районе пос. Большие Коты и побережья Северного Байкала у Байкало-Ленского заповедника). В качестве орудий лова использовались большие (шириной 2,8-4 м) и малые (шириной 1 м) бимтралы, ихтиологические тралы с раскрытием входного отверстия 12 м, драги различной конструкции, дночерпатели Петерсена, Экмана-Берджа и «Океан». Часть сборов передали мне для обработки О.А. Тимошкин, В.Г.

Сиделёва, И.В. Механикова, Т.Я. Ситникова, П. Рёпсторф, С.Г. Шубенков, Ф.В. Адов. Материал фиксировали 4% формалином или 70% спиртом. Для оформления рисунков изготовляли постоянные препараты в жидкости Фора-Берлезе. Наброски выполнены с помощью рисовальных аппаратов MNR-3 и PA-4.

В ходе таксономических ревизий были просмотрены типовые и рабочие коллекции байкальских амфипод Б.И. Дыбовского (Зоологический институт и Зоологический музей Гамбургского университета; Музей естественной истории Университета им. А. Гумбольдта, г. Берлин), В.К. Совинского (Зоологический музей Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, г. Киев) и А.Я. Базикаловой (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург; Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск). Просмотрена также часть рабочей коллекции М.Ю. Бекман (Лимнологический институт). В случае отутствия оригинального материала использовались первоописания видов, опубликованные Б.И. Дыбовским (Dybowsky, 1874), В.К. Совинским (1915) и А.Я. Базикаловой (1945).

Внешнее строение амфипод неоднократно описано в литературе (Гурьянова, 1951; Bousfield, 1973; Цветкова, 1975; Lincoln, 1979; Barnard, Barnard, 1983; Тахтеев, 1993б; Механикова, 1995; и др.), и здесь нет необходимости полностью повторять это описание. Однако в настоящее время используется несколько иная терминология для обозначения отдельных частей и придатков тела, нежели в привычных для гидробиологов-байкаловедов работах А.Я. Базикаловой (1945, 1962, 1975а,б). В первую очередь нужно отметить, что коксальные пластинки (коксоподиты конечностей сегментов мезосомы) ею, также как и ранее В.К. Совинским (1915), неправильно именовались эпимеральными пластинками. Последние располагаются на сегментах метасомы, и их устройство часто имеет вес в систематике амфипод; несмотря на это, данный признак, очень удобный и наглядный, не использовался в таксономических работах наших предшественников. Теперь данное упущение исправляется. Кроме того, во избежание путаницы имеет смысл отказаться от употребления термина «шипы» в отношении кутикулярных выростов тела и называть их, в зависимости от строения, килями, зубцами, буграми и т. д. Слово «шип» должно нести вполне конкретную смысловую нагрузку и обозначать негнущиеся, полупрозрачные, хрупкие образования на поверхности кутикулы (Тахтеев, 1993б; Тимошкин и др., 1995), являющиеся ее продуктами, не определяющими ее рельеф.

В то же время автор счел целесообразным оставить некоторые вошедшие в обиход термины, корректность употребления которых признается не всеми карцинологами. Так, дактилюсы (дактилоподиты) конечностей для удобства по-прежнему именуются когтями, проподиты гнатоподов (subchelae) – ладонями, стебельки антенн – стержнями, экзо- и эндоподиты уроподов – соответственно наружной и внутренней ветвями. Словосочетание «вторичные шипы», как и в прежних работах, означает присутствие шипов (в упомянутом выше смысле) на поверхности элементов кутикуляр-

ного вооружения тела (например, вторичные шипы на зубцах срединного ряда возвышений у представителей рода *Garjajewia*). Плоская, расширенная задняя часть базиподитов переоподов 5-7 пар по-прежнему называется крыловидным краем, хотя это название не самое удачное.

Приводим различия в терминологии, используемой нами и А.Я. Базикаловой (1945, 1962, 1975а) (табл. 1).

Таблица 1

Терминологические различия в описаниях амфипод

По А.Я. Базикаловой	В данной книге
Мезозом, метазом, урозом	Мезосома, метасома, уросома
Головной сегмент	Голова
Боковые лопасти головы	Межантеннальные лопасти
Верхние антенны	Антенны 1
Основной членик стержня верхней антенны	Базальный членик стержня антенны 1
Нижние антенны	Антенны 2
Эпимеральные пластинки	Коксальные пластинки (коксы)
Переоподы 1-2 пар	Переоподы 3-4
Переоподы 3-5 пар	Переоподы 5-7

Длина тела рачка определялась как расстояние от кончика рострума до конца тельсона вдоль срединной линии спины в выпрямленном состоянии. Существуют разные подходы к измерению длины тела; часть специалистов при этом исключает тельсон (Асочаков, 1993; и др.). На наш взгляд, правильнее его учитывать: эмбриологически у ракообразных анус закладывается именно на тельсоне, а не на последнем сегменте абдомена. Далее, необходимо отметить, что при подсчете члеников в жгутах антенн нами не учитывается (кроме особо оговоренных случаев) концевой зачаточный членик, очень маленький и видимый только под микроскопом. Подсчитывались лишь нормально развитые и видимые под бинокуляром членики.

Обозначения на рисунках: C - голова сбоку; MSS – сегменты мезосомы; MTS – сегменты метасомы; US – сегменты уросомы; A1 – антенна 1 (A1' - с частично изображенным жгутом); A2 - антенна 2; MD - мандибула; PMD - пальпус мандибулы; MX - максилла; MXP - максиллипед; GN – гнатопод; SG – ладонь (проподит) гнатопода; PP - переопод; BP - базиподит переопода; DP – проподит и дактилоподит переопода (коготь); EP – эпимеральная пластинка; UR - уропод; T - тельсон; цифрами обозначены порядковые номера сегментов или придатков.

Для изучения паразитических бокоплавов рода *Pachyschesis* их хозяев – нектобентических амфипод – добывали при донных тралениях, в основном в глубоководной зоне Байкала. В свежем или фиксированном состоянии их разбирали по видам, подсчитывали, у каждого экземпляра осматривали жаберную полость, а у самок – также марсупиум. Обнаруженных *Pachyschesis* изымали, живых экземпляров сразу же просматривали под бинокуляром. Хозяев также осматривали для обнаружения поврежде-

ний, вызванных паразитом. Для характеристики обилия паразитических рачков рассчитывался показатель, обозначенный как плотность популяции паразита N (число его особей на 100 экз. хозяина), по формуле

$$N = \frac{a}{b} \cdot 100\%,$$

где a – число экземпляров паразита, встреченных на b особях хозяина. Следует учитывать, что она, как правило, занижена из-за частичной утери паразитов при подъеме трала. Лишь в немногих случаях удавалось рассчитать экстенсивность инвазии, так как часть рачков выпадала из хозяев уже при разборе улова. У двух видов (*P. acanthogammarii* и *P. bazikalovae*) И.В. Механиковой подробно изучалась размерная и половая структура и содержимое кишечников; результаты опубликованы в нашей совместной работе (Тахтеев, Механикова, 1993) и здесь повторяются для целостности представлений о биологических особенностях пахисхезисов. Содержимое вскрытых кишечников просматривалось под бинокуляром, а у каждого третьего экземпляра также под микроскопом.

По уравнениям, заимствованным из монографии Н.Н. Хмелёвой (1988), для паразитических рачков рассчитывали два показателя: число пометов (P) в жизненном цикле:

$$P = 1{,}35\left(\frac{L_{\max}}{L_{\min}}\right)^{2,5},$$

где $L_{\max}$ и $L_{\min}$ – соответственно максимальная и минимальная длина яйценосных самок, и продолжительность эмбрионального развития Dq:

$$\mathrm{Dq} = \mathrm{Dq}_0 \cdot e^{-\mathrm{kt}},$$

где параметры Dq_0 и k взяты из таблицы Н.Н. Хмелёвой, а температура t в глубоководной зоне Байкала (свыше 250 м) в течение всего года около 3,3°С (Кожов, 1962).

Для сравнения байкальских и морских ракообразных, находящихся на разных стадиях адаптации (и преадаптации) к симбиотическому обитанию на других беспозвоночных, были просмотрены материалы по крабам-пиннотеридам и паразитическим изоподам из фондов Зоологического института РАН, а также океанические амфиподы-гипериииды из сборов на НИС «Витязь» и «Академик Мстислав Келдыш», любезно предоставленные мне Г.М. Виноградовым.

При упоминании различных зон глубин (литораль, сублитораль, батиаль, абиссаль) за основу принята схема вертикальной зональности дна Байкала, разработанная М.М. Кожовым (1962). Нередко отмечается, что использование этих терминов, заимствованных из океанологии, некорректно по отношению к Байкалу. Однако обсуждение этого вопроса не входит в задачу настоящей работы, и пока мы используем укоренившиеся в байкаловедении названия.

Автор благодарит всех лиц, оказывавших ту или иную помощь на разных этапах выполнения данной работы. Моя особая благодарность И.В. Механиковой, Я.И. Старобогатову, О.А. Тимошкину, В.Г. Сиделевой, Н.Л. Цветковой, И. Цербст-Бороффке. Благодарю также Х.-Г. Андреса, М.Ю. Бекман, Е.Л. Боусфилда, Л.Н. Бутузову, С.В. Василенко, Г.М. Виноградова, И.М. Галина, Е.Б. Карабанова, О.М. Кожову, О. Крауса, Н.Г. Мельник, В.В. Петряшова, С.И. Питулько, А.С. Плешанова, Г.К. Покорскую, П. Рёпсторфа, Т.Я. Ситникову, В.А. Тахтееву, И.В. Тахтееву, С.Г. Шубенкова, О.В. Шубенкову, Н.Н. Щербака и ректора Иркутского госуниверситета А.И. Смирнова, организационно поддержавшего работу автора.

Исследования финансировались грантами Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) №№ 96-04-49766, 96-04-63108, 98-04-63071, 00-04-49598, 00-04-63089; Немецкой службы академических обменов (DAAD, стипендия A/94/12286); Программой Министерства образования РФ «Университеты России – фундаментальные исследования», грант № 990164, и Государственной научной стипендией РФ (1994-1996 гг.). Книга печатается на средства издательского гранта РФФИ № 98-04-62154, за что автор выражает Фонду свою огромную признательность.

Глава 1
КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИСТЕМЫ БАЙКАЛЬСКИХ БОКОПЛАВОВ

Как уже сказано во «Введении», несмотря на сравнительно хорошую изученность рассматриваемой группы, имеется целый ряд таксономических проблем, как на уровне отдельных родов и видов, так и на более высоком таксономическом уровне байкальских амфипод. Часть современных родов нуждается в ревизии. Актуальным, вполне назревшим следует считать вопрос и о пересмотре классификации надродовых таксонов. В этой связи отметим некоторые, наиболее важные этапы исторического становления современной системы бокоплавов Байкала. Исторические очерки исследования этой группы байкальских животных в XIX и первой половине XX века содержатся в работах В.К. Совинского (1915) и А.Я. Базикаловой (1945), и здесь нет необходимости их повторять.

Б.И. Дыбовский (Dybowsky, 1874; Дыбовский, 1875), по праву считающийся первооткрывателем огромного таксономического разнообразия байкальской фауны, привел в своих сводках 116 видов и вариаций байкальских бокоплавов, из которых до него были описаны лишь несколько – три вида П.С. Палласом (два из них до сих пор не идентифицированы) и еще четыре – Г. Герстфельдтом. Один вид – *Gammarus pulex* (впоследствии переопределенный как *G. lacustris*) – как уже тогда было известно, обитает только «в прудах и речках окрестностей оз. Байкал».

Все виды и вариации байкальских амфипод были отнесены Б.И. Дыбовским к двум родам – *Gammarus* Fabr. и *Constantia* Dyb. Второй из названных родов содержал лишь один вид – *C. branickii* с разновидностью *alexandrii* (ныне вид называется *Macrohectopus branickii*, а разновидность упразднена). Все остальные виды и разновидностьи отнесены Б.И. Дыбовским к роду *Gammarus*. Автор понимал и даже сам отмечал (Дыбовский, 1875, с. 12) искусственность такого подразделения. Причины его, во-первых, в недоступности современной ему литературы по ракообразным (Б.И. Дыбовский занимался исследованиями Байкала во время своей сибирской ссылки); во-вторых, в наличии множества переходных форм, стирающих границы между возможными к выделению родами, хотя если взять, как отмечал Б.И. Дыбовский, «крайние формы» с резкими отличиями друг от друга, то нет сомнения, что они относятся к различным родам.

Некоторое время спустя ревизию байкальских амфипод рода *Gammarus* с распределением их по 18 родам (16 из которых были новыми) произвел Т. Стеббинг (Stebbing, 1899). Все они относились к семейству Gammaridae. Остается удивляться таксономической прозорливости этого исследователя; основа его системы родового уровня, включенной в последовавшую затем монографическую работу (Stebbing, 1906), сохранилась до настоящего времени. В этой же работе им было введено замещающее на-

звание *Macrohectopus* для рода *Constantia*, оказавшегося nomen praeoccupatum.

Крупный вклад в познание байкальских амфипод внесли В.П. Гаряев (1901) и В.К. Совинский (1915). Первый установил для байкальских вооруженных амфипод четыре новых рода; все они также оказались преоккупированными названиями, которые были впоследствии заменены. Помимо того, В.П. Гаряев разделил всех встречающихся в Байкале бокоплавов на три подсемейства – Pachygammarinae (компактные гаммариды), Eugammarinae (настоящие гаммариды) и Acanthogammarinae (колючие гаммариды) (см. также: Камалтынов, 1992). Все они, тем не менее, относились к семейству Gammaridae.

Второй автор, В.К. Совинский (1915), не признал подразделения, предложенного В.П. Гаряевым (1901), считая всех байкальских бокоплавов представителями Gammaridae; однако при этом он высказал мысль, что единственный пелагический вид фауны «славного моря», *Macrohectopus branickii*, настолько своеобразен по своей организации, что заслуживает выделения в самостоятельное монотипическое семейство Macrohectopidae. Это предложение несколько последующих десятилетий «лежало под сукном»; два других классика систематики байкальских амфипод, В.Ч. Дорогостайский (1922, 1930 и др.) и А.Я. Базикалова (1945), его не поддержали.

В 20-х годах XX века вышли несколько работ Б.И. Дыбовского, который спустя много лет решил вернуться к систематике байкальских гаммарид и навести в ней порядок (Dybowski, 1924, 1927a,b,c). Одна из них (Dybowski, 1927a) носит частный характер и посвящена ревизии рода *Paramicruropus* Stebbing, который впоследствии был упразднен, а его представители (отчасти уже самим Б.И. Дыбовским) поделены между родами *Hyalellopsis* и *Carinurus*. Остальные названные работы посвящены ревизии родов байкальской фауны амфипод в целом и составлению синоптических списков видов. К сожалению, в них Б.И. Дыбовский, поначалу деливший эту фауну всего на два вышеупомянутых рода, пришел к другой крайности: 201 вид, известный на то время, он поделил на 105 родов и 13 подродов (Dybowski, 1927c), причем названия многих из них введены с нарушениями номенклатурных правил. Например, такие названия, как *Laevi*, *Maacki, Kietlinski* и многие другие, образованы по тавтонимии от названий видов без соблюдения правил латинской грамматики. Ряд названий упоминается по-разному даже в одной и той же публикации, например: *Parvo – Parvoechinogammarus, Maacki – Maackiechinogammarus, Pristipereiopo – Pristipereiopus, Armato - Armatogammarus* и т. д. (Dybowski, 1924), в результате чего (очень нечастая ситуация!) большое количество синонимов в названиях родовой группы введено в труде одного автора. Это касается и некоторых родов, установленных ранее, написание названий которых Б.И. Дыбовский почему-то изменяет, вводя тем самым ряд неоправданных поправок; например, название *Coniurus* он меняет на *Coniuro*, *Cheirogammarus* – на *Cheiro*, и т. д. Явно нецелесообразно и создание огромного множества

монотипических родов.

Все эти работы Б.И. Дыбовского редко цитировались в дальнейшем, а предложенные им изменения не нашли у специалистов отклика. Причинами тому могут быть как библиографическая редкость этих изданий, так и явный «перебор» с таксономическими иновациями. В то же время они официально не отвергнуты Международной Комиссией по зоологической номенклатуре. Как к ним относиться? С одной стороны, нет смысла возвращаться в 20-е годы и проводить полный разбор всей предложенной Б.И. Дыбовским системы. Известно, что в последний период своей жизни он и в систематике байкальских моллюсков внес немало поспешных и слабо обоснованных предложений и совершил много номенклатурных ошибок (Lindholm, 1927). С другой стороны, время от времени обращаться к этим работам необходимо, так как они (парадоксально – но факт!) могут внести ясность в некоторые номенклатурные проблемы сегодняшнего дня.

Так, например, в качестве типового вида рода *Ommatogammarus* Б.И. Дыбовский (Dybowski, 1924) выделил *O. flavus*; поэтому вызвавшее разногласие у специалистов выделение Г.С. Караманом (Karaman, 1980) этого вида в отдельный монотипический род *Abludogammarus* является не более, чем созданием синонима, младшего по отношению к *Ommatogammarus*, основанного на том же типе и подлежащего упразднению (см. гл. 2.3.). Другой пример: Р.М. Камалтынов (Kamaltynov, 1999b, с. 936) отметил, что название *Spinacanthus* Dorogostajsky, 1930 является младшим омонимом родового названия *Spinacanthus* Agassiz, 1835 (рыбы), но пока не ввел нового, замещающего названия. В его введении нет необходимости, поскольку в отношении байкальских амфипод у названия *Spinacanthus* имеется старший синоним *Parabrandtia* Dybowski, 1924, который и должен быть узаконен. Типовым видом и *Parabrandtia*, и *Spinacanthus* является вид *Gammarus parasiticus* Dyb., 1874 (Dybowski, 1924; Базикалова, 1945)[1].

Опуская обзор многочисленных таксономических нововведений, произведенных В.Ч. Дорогостайским (1922, 1930, 1936) и А.Я. Базикаловой (1945, 1948б, 1962, 1975а,б и др.), заметим, что этими авторами вопрос о ревизии байкальских амфипод на уровне семейств не рассматривался. А.Я. Базикаловой все они отнесены к одному семейству – Gammaridae.

Этот вопрос поставил Е.Л. Боусфилд (Bousfield, 1977) и предложил свою версию его решения в рамках ревизии всех гаммароидных амфипод мира. Им приводится график, показывающий, что в XX столетии наблю-

---

[1] Фиксация *Spinacanthus insularis* Dorogostajsky, 1930 в качестве типового вида (Barnard, Barnard, 1983) ошибочна и проистекает из неверного трактования статьи 68.2.1. Международного Кодекса зоологической номенклатуры. Там речь идет о применимости до 1931 года формулы “gen. n., sp. n.” в качестве фиксации типа только для одного из *двух или более* новых номинальных видов, первоначально включенных в состав нового рода (подрода). В работе В.Ч. Дорогостайского (1930, с. 56) при установлении рода *Spinacanthus* был описан лишь один новый вид (*S. insularis*), а остальные, в том числе *Gammarus parasiticus*, включены из ранее известных, причем *S. parasiticus* назван *первым* в составе нового рода.

дался аномальный, экспоненциальный рост числа видов и родов, включаемых в «старое доброе» семейство Gammaridae. План строения многих из них совершенно различен. Gammaridae стали явно сборной группой и нуждались в разделе и систематизации.

Виды, обитающие в Байкале, Е.Л. Боусфилд подразделил на четыре группы ранга семейства: Gammaridae Leach, 1814, sensu str. (оно включает 4 «дочерних» группы ранга подсемейства, из которых название получила только первая – Eugammarinae; несмотря на то, что это название употреблялось В.П. Гаряевым, Eugammarinae Е.Л. Боусфилда байкальских форм не содержат), Acanthogammaridae Garjajeff, 1901 (использовано название В.П. Гаряева с повышением его ранга до уровня семейства), Macrohectopidae Sowinsky, 1915 (название «воскресло» спустя 62 года после его первого упоминания В.К. Совинским) и группа без названия, включающая два рода – каспийский *Iphigenella* и байкальский *Pachyschesis*. Искусственность последней группы, связывающей формы с подклешневидно устроенными переоподами (peraeopods subchelate), осознавал и сам автор.

Не приводя полностью систему Е.Л. Боусфилда, отсылаем интересующегося читателя к первоисточнику (Bousfield, 1977, с. 290-293). Семейство Acanthogammaridae фигурировало в нескольких последующих работах этого автора (Bousfield, 1982a,b); в некоторых публикациях повторялись все четыре выделенные им группы (Schram, 1986; Bousfield, Shih, 1994).

Конечно, эта первая попытка такой сложной ревизии объективно не могла быть абсолютно совершенной. Можно отметить, например, что не все включенные в семейство Acanthogammaridae роды соотвествуют его диагнозу; в это же семейство включены два небайкальских, ископаемых рода (*Praegmelina* и *Andrussovia*), что нуждается в тщательной проверке, а также род *Gammaracanthus*. Помещение последнего в число родов байкальского генезиса явно ошибочное, что было показано мною (Тахтеев, 1999a; см. также гл. 2.1.), а также было признано самим Е.Л. Боусфилдом (персональное сообщение).

И все же, на мой взгляд, предпринятая им попытка имела очень важное значение. Забегая вперед, отмечу, что представленная в этой книге система байкальских амфипод представляет собой модифицированный и дополненный вариант системы Е.Л. Боусфилда. Был дан толчок к давно назревшей дискуссии. Пересмотр объема семейства Gammaridae вернул ему в той или иной мере таксономическую конкретность; оно перестало быть «свалкой» для вновь описываемых родов. В настоящее время мы можем с полным основанием утверждать, что очень многие байкальские амфиподы – это не гаммариды в узком понимании этого таксона. Морские роды амфипод, даже с менее значительными, в сравнении с «байкальцами», различиями между собой, уже давно поделены на ряд семейств. И поэтому разделение байкальских Gammaridae на несколько семейств также вполне оправдано.

Точка зрения Е.Л. Боусфилда была принята не всеми. Авторы капитальной монографии, посвященной пресноводным амфиподам мира (Barnard, Barnard 1983), не приняли его систему, отмечая, что предложенные таксоны недостаточно четко разделены друг от друга (см. также: Камалтынов, 1992, с. 25). Они систематизируют все пресноводные виды по группам, не имеющим номенклатурного статуса, и названным даже не полатински, а по-английски (хотя название каждой группы происходит от латинского названия одного из родов, входящих в ее состав, например – Wekeliids, Hadziids, Micruropids, Acanthogammarids). Все байкальские амфиподы поделены ими на 10 таких групп: группа *Heterogammarus*, группа *Fluviogammarus*, группа *Acanthogammarus*, группа *Brandtia*, группа *Baikalogammarus*, группа *Macropereiopus*, группа *Micruropus*, группа *Pachyschesis*, группа *Hyalellopsis* и группа *Macrohectopus*.

Отдельной, непронумерованной группой значатся выходцы из Байкала ("Bakalian Escapee"). Правда, в этом коротком разделе речь идет лишь о роде *Issykogammarus*, обитающем в оз. Иссык-Куль. Непонятно, почему авторы считают *Issykogammarus* родом байкальского происхождения, и каким путем он мог попасть из Байкала в Иссык-Куль.

Книга Дж.Л. и Ч.М. Барнардов, представляющая, с одной стороны, безусловно, очень крупный труд, с другой, изобилует противоречиями, многочисленными слабо доказываемыми или вообще не доказываемыми конструкциями. Схемы «эволюционного паттерна» (Barnard, Barnard, 1983, с. 254-259) содержат самые невероятные варианты. Так, байкальский вооруженный (под)род *Spinacanthus* выводится из реофильного ангарского рода *Fluviogammarus*, род *Poekilogammarus* – от глубоководного стервятника *Polyacanthisca*, род *Macropereiopus* – то от *Baikalogammarus* (с. 255), то от *Carinogammarus* (с. 256), и т.д. Порою противоречат друг другу и отдельные разделы книги. Так, род *Pachyschesis* авторы то выделяют в самостоятельную группу (с. 125), то прямо пишут, что он входит в группу рода *Macropereiopus* ("Macropereiopids"; с. 569).

На мой взгляд, для критического рассмотрения всего, что предложено Дж.Л. и Ч.М. Барнардами в отношении байкальских амфипод, и с чем трудно или невозможно согласиться, может понадобиться отдельная книга. Рассматриваемая работа преподает нам два урока. Во-первых, нельзя заниматься ревизией такой сложнейшей группы, как амфиподы Байкала, только на основе литературных данных (описаний, рисунков; по-видимому, обобщающие разделы во многих русскоязычных работах А.Я. Базикаловой авторами просто не читались). Во-вторых, мы видим наглядный пример *прямой трансформации морфологического анализа в эволюционные сценарии*, и к чему это приводит. Этим постоянно грешат и сторонники «эволюционной таксономии», и сторонники кладистики, несмотря на их взаимную оппозиционность друг к другу. В результате возникают «филогенетические» конструкции, наводящие на мысль, что их авторы вообще незнакомы с географией и палеогеографией того региона, фауну которого рассматри-

вают.

Можно было бы лишь выразить сожаление по поводу поспешности, проявленной Дж.Л. и Ч.М. Барнардами (Barnard, Barnard, 1983) при рассмотрении байкальской фауны. Однако мировой авторитет Дж.Л. Барнарда в среде карцинологов побуждает многих из них принимать на веру то, что написано в этой монографии, в том числе произведенные в ней номенклатурные изменения. К анализу некоторых из них обратимся ниже. Пока же, возвращаясь к вопросу о числе семейств байкальских амфипод, констатируем, что все они «до лучших времен» искусственно оставлены Дж.Л. и Ч.М. Барнардами в составе семейства Gammaridae.

Вопрос был вновь поднят в моей работе, посвященной ревизии полиморфного рода *Poekilogammarus* и рассмотрению его связей с другими родами (Tachteew, 1995). Было показано, что роды *Pallasea, Poekilogammarus, Hakonboeckia, Metapallasea, Leptostenus* и *Gymnogammarus* образуют единую группу, обособленную от прочих байкальских родов, которой предложено присвоить ранг семейства – Pallaseidae.

По данным морфологического анализа, достаточно близок к этому семейству и род *Macrohectopus*; по-видимому, он произошел от общих предковых форм с родами *Pallasea* и *Poekilogammarus* (Tachteew, 1995; см. также гл. 2.1.). Анализ электрофоретических спектров белков байкальских амфипод также выявил, что из исследованных родов *Macrohectopus* наиболее близок к *Pallasea* (Матекин и др., 1987). С другой стороны, молекулярно-биологические данные неожиданно показали наибольшую близость макрогектопуса к голарктическому роду *Gammarus* (Sherbakov et al., 1998). Авторы предполагают его происхождение от общего предка с *Gammarus pulex*, что представляется мне совершенно невероятным: *G. pulex* является ручьевым (реофильным) видом, до сих пор не обнаруженным в Восточной Сибири. Однако крайне своеобразная морфология *Macrohectopus* позволяет считать его представителем особого, монотипического семейства (Tachteew, 1995). Тем самым я присоединился к точке зрения В.К. Совинского (1915) и Е.Л. Боусфилда (Bousfield, 1977). При этом, как заметил Я.И. Старобогатов (устное сообщение), в соответствии с правилами латинской грамматики название Macrohectopidae должно быть исправлено на Macrohectopodidae, что и было проделано.

В то же самое время к целесообразности признания семейства Macrohectopodidae пришли авторы подробного морфологического очерка о *Macrohectopus branickii* (Тимошкин и др., 1995б, с. 489).

В следующей моей работе о систематике и межродовых отношениях рода *Plesiogammarus* было отмечено, что в пределах семейства Acanthogammaridae хорошо обособлены от прочих и вместе с тем тесно связаны друг с другом роды *Garjajewia, Paragarjajewia, Plesiogammarus* и *Kozhovia*. Эта группа должна получить ранг подсемейства (Takhteev, 1997, с. 51)[2].

[2] В рукописи, направленной в редакцию журнала, содержалось даже название, но оно было убрано редактором.

Это подсемейство теперь получает название Garjajewiinae subfam. n. Наконец, в 1998 г. было предложено выделить в отдельное семейство паразитический род *Pachyschesis* (Тахтеев, 1998б), который подробно рассматривается в главе 3.

Вопрос о надродовой классификации байкальских амфипод затрагивался также Р.М. Камалтыновым. В первом кратком сообщении по этой теме (Камалтынов, 1995) он выделил несколько групп родов, родственных, по его мнению, между собой, и указал, что эти группы могут считаться подсемействами в рамках одного-единственного семейства, название которого не дано. Исключение делается для *Macrohectopus*, помещаемого в отдельное семейство. Поскольку обоснования этой точки зрения в упомянутой публикации нет, мы воздерживаемся от ее рассмотрения.

Недавно Р.М. Камалтынов более развернуто изложил свои представления о систематике байкальских амфипод (Kamaltynov, 1999b). Они отличаются от таковых в тезисах 1995 г. Сам автор отмечает, что к пересмотру первоначального варианта системы его привели «последующие морфологические исследования» (нигде, кстати, не опубликованные), и теперь семейств следует различать четыре: Acanthogammaridae, Macrohectopodidae, Micruropodidae и Pachyschesidae. Первое из них он делит на восемь подсемейств: Acanthogammarinae, Abyssogammarinae, Eulimnogammarinae, Hyalellopsinae, Odontogammarinae, Parapallaseinae, Plesiogammarinae и Poekilogammarinae. Состав включаемых в каждое из них родов автор лишь констатирует, но не обосновывает, в том числе и морфологическим анализом. Мое предложение установить семейство Pallaseidae (Tachteew, 1995) он не обсуждает и не упоминает.

В результате совершенно невероятным образом в разные подсемейства (!) попали: 1) *Hyalellopsis* и *Boeckaxelia*, органично связанные друг с другом через *Dorogammarus*, так что А.Я. Базикалова (1948б) обосновала целесообразность объединения всех трех в один род *Hyalellopsis*; 2) *Abyssogammarus* и *Eurybiogammarus*, близкие друг к другу; 3) *Poekilogammarus* и *Pallasea*, родство которых друг с другом (в частности, через виды *Pallasea baikali* и *Poekilogammarus sukazcewi*) подчеркивалась и А.Я. Базикаловой (1945), и мною (Tachteew, 1995).

Прочтение диагнозов семейств и подсемейств, приводимых Р.М. Камалтыновым, наводит на мысль, что они составлены как некая необходимая формальность; работать по ним невозможно. Вряд ли имеют ценность такие признаки (диагноз Acanthogammaridae), как «тело … гладкое или вооруженное», «уросома с группами мелких шипов и/или щетинок», и т.д. Под такой диагноз можно подвести почти все, что угодно. В дифференциальном диагнозе Acanthogammaridae, в частности, сказано, что они «отличаются от всех прочих гаммароидей сильным развитием и морфологическим разнообразием вооружения тела и его конечностей» (с. 935). Однако небайкальские гаммароидеи других семейств тоже бывают вооруженными. По этому диагнозу невозможно различить, например, роды *Eulimnogamma-*

rus и *Micruropus*, одни из наиболее многочисленных в Байкале, которые Р.М. Камалтынов разводит по разным семействам, хотя тело у них обоих гладкое. В состав Odontogammarinae, которые, согласно дифференциальному диагнозу, «отличаются от Gammaridae наличием крупных глаз», включен род *Macropereiopus*, характеризующийся рудиментарными и депигментированными глазами. Сюда же (а не в Eulimnogammarinae) включен ангарский род *Fluviogammarus*, хотя А.Я. Базикаловой (1957) показан его генезис от *Eulimnogammarus* под влиянием быстрого течения. Подобные примеры можно продолжать.

Сами диагнозы составлены с многочисленными ошибками. В частности, характеризуя подсемейство Plesiogammarinae, автор пишет о размерах: от крупных до очень крупных. Однако в его состав вошли карликовые *Plesiogammarus timoshkini* и *P. martinsoni impransus*, очень мелкий вид *Koshovia mirabilis*, и др. Тело у представителей родов, включенных в Plesiogammarinae, не цилиндрическое, а в той или иной мере расширенное спереди; соотношение длины стержней антенн 1 и 2 пар бывает иное, чем указывает Р.М. Камалтынов (см.: Takhteev, 1997, с. 43, 46); в 1 паре базальный членик у *Plesiogammarus* не расширен дистально, а наоборот, сужен; наружная ветвь уроподов 3 может быть двучленистой (см.: Takhteev, 1997, figs. 6, 10), и т.д. В диагнозе семейства Pachyschesidae сказано, что у них «плео- и уросома с дорсальными шипами» (с. 942). Ни у одного вида этих шипов нет, имеются только щетинки (см. гл. 3). Любопытно, что точно такая же ошибка содержится у А.Я. Базикаловой (1945, с. 272) в описании одного из видов, *P. branchialis*, хотя в диагнозе рода правильно указано присутствие лишь щетинок.

Что касается нового семейства Micruropodidae, то вопрос об его установлении заслуживает обдумывания. Я пока не берусь принять или отвергнуть эту точку зрения, однако никак не могу согласиться с объединением в данное семейство, наряду с гладкотелыми *Micruropus*, имеющих срединный ряд вооружений *Echiuropus, Carinogammarus* и *Gmelinoides*. При этом *Eucarinogammarus*, влитый А.Я. Базикаловой (1975а) в *Carinogammarus*, Р.М. Камалтынов не только считает самостоятельным родом, но и относит его к Acanthogammaridae, а не Micruropodidae. Автор пишет, что микруроподиды отличаются от вооруженных гаммароидей «почти гладким телом», а от прочих гаммароидей – «дорсальными буграми» (с. 942). Но тогда от них невозможно отличить, например, роды *Poekilogammarus*, *Plesiogammarus* или вид *Hyalellopsis czyrnianskii*, у которых тело гладкое или со слабо выраженными бугорками или вздутиями и которые Р.М. Камалтыновым отнесены к Acanthogammaridae. Род *Echiuropus* он также без всякого обоснования делит на три, поднимая в ранге три подрода (*Echiuropus* s. str., *Asprogammarus, Smaragdogammarus*), различия между которыми не носят принципиального характера.

Наконец, семейство Gammaridae, по мнению Р.М. Камалтынова, в Байкале вообще не представлено. Возражения читатель может найти в мо-

ей работе, посвященной ревизии *Odontogammarus* (Тахтеев, 1999б), а также в главе 2 (ревизия *Ommatogammarus*), где показано, что по крайней мере эти два рода достаточно близки к классическим Gammaridae. Непонятно, почему в составе Acanthogammaridae рассматривается род *Eulimnogammarus*, который, как неоднократно подчеркивалось разными авторами, очень близок к европейскому *Echinogammarus* (семейство Gammaridae).

Существенно то, что такая точка зрения Р.М.Камалтынова (Kamaltynov, 1999a) противоречит его же взглядам на эволюцию байкальских амфипод (Kamaltynov, 1999b), где он (с. 924) высказывает гипотезу о единстве происхождения всех байкальских амфипод и голарктического рода *Gammarus* в районе Байкальской рифтовой зоны: "Ancestral *Gammarus* most likely also appeared there and spread across the Siberian continent" («Предковый *Gammarus* возник, вероятно, также здесь, и распространился по Сибирскому континенту»).

В других работах этого автора данная гипотеза звучит как утверждение. Например: «В мел-палеогене предок Gammaridae проник в эти (палеобайкальские. – *В.Т.*) озера из Центральной Азии, и началась его дивергенция. … Некоторые мелководные формы (и предки рода *Gammarus*) покидали Прабайкал через реку – исток…, расселяясь по пресным и солоноватым водам» (Камалтынов, 1997, с. 25-26). Или, противореча только что приведенной цитате: «Род *Gammarus* возник из *Echinogammarus*-подобного предка в океане Тетис. … Предковый *Gammarus*, также населявший эти озера (Байкальского палеорифта. – *В.Т.*), образовал филетические линии родов…» (далее перечисляются байкальские роды) (Камалтынов, 1998). Иными словами, *Gammarus* (типовой род семейства Gammaridae) то произошел от кого-то из «беглецов» из состава байкальской фауны, то, напротив, последняя целиком происходит от рода *Gammarus*, а сам он покинул древний Байкал и стал расселяться по всему северному полушарию.

Такой сценарий, не имеющий никаких палеонтологических доказательств, представляется мне необоснованным. Очевидно, он проистекает из неоднократно высказывавшегося Р.М. Камалтыновым (1995, 1997, 1998 и др.) мнения о монофилетическом происхождении всех байкальских амфипод, а также рода *Gammarus*. Речь постоянно идет о «предке», упоминающемся в единственном числе. Эта точка зрения Р.М. Камалтынова даже гораздо более радикальная, чем, скажем, М.М. Кожова (1972, с. 231), который на основании работ А.Я. Базикаловой предполагал, что в Байкал вселились 4-5 предковых видов амфипод.

Примечательно, что в другой статье с участием Р.М. Камалтынова (Sherbakov et al., 1999, с. 918) утверждается: «Некоторые байкальские роды могут быть полифилетичными». Но если допускается полифилия некоторых родов (*Acanthogammarus* и *Pallasea*), то почему нельзя допустить и полифилию всей байкальской фауны бокоплавов? Кстати, на основе молекулярно-биологических исследований О.Б. Огарков (1999, с. 11) полагает,

что по крайней мере предки рода *Micruropus* могли вселиться в Байкал независимо от всех прочих амфипод.

К сказанному добавим, что недавно в холодных текучих водах хребта Хамар-Дабан нами обнаружен новый вид рода *Gammarus – G. dabanus* (Тахтеев, Механикова, 2000). Обитает он в температурных и гидрохимических условиях, гораздо более близких к байкальским, чем общеизвестный *G. lacustris*, и тем не менее в Байкале не встречается, живет только в его притоках. Проанализировав распространение представителей *Gammarus* по нашему континенту (в том числе высокогорных форм Центральной Азии), мы заключили, что фауна *Gammarus* и байкальские амфиподы развиваются *независимо* друг от друга по крайней мере на протяжении периода формирования впадины Байкала (Тахтеев, Механикова, 2000).

Вернемся к вопросу о надродовой классификации амфипод Байкала. Вырисовывается следующая картина. С одной стороны, достаточно очевидно, что различия у амфипод Байкала наблюдаются действительно на уровне семейств. Но в то же время четкие их диагнозы пока не удалось составить никому. При такой попытке наблюдается перекрывание диагнозов, невозможность выявить морфологические особенности, которые были бы свойственны всем без исключения родам и видам, входящим в устанавливаемый таксон ранга семейства. И в этом отношении вполне справедлива вышеупомянутая сентенция (Barnard, Barnard, 1983), что семейства Е.Л. Боусфилда недостаточно четко отделены друг от друга.

Думаю, что провести такие четкие границы невозможно в принципе. Нужно просто признать невозможность строить систему байкальских амфипод как систему интенсионально определяемых таксонов. Для пояснения воспользуемся определениями понятий экстенсионалов и интенсионалов из книги А.И. Шаталкина (1988): «Интенсионально определяемые группы – систематические группы, выделяемые по некоторому заданному признаку или системе признаков. Противопоставляются экстенсионально определяемым группам, для которых нельзя указать признаки, объединяющие исключительно членов группы и только их». В данном случае мы сталкиваемся с классической картиной присутствия «ядра» таксонов и их «периферии», когда виды, слагающие ядро, наиболее типичны для таксона, а периферийные виды (или роды) имеют порой промежуточный характер и отклоняются настолько, что невозможно определить, к какому таксону их относить (представления об ядре и периферии изложены в работах Ю.В. Чайковского, 1989, 1990).

Какой же выход из этой ситуации? Оставлять и далее все байкальские формы в пределах одного семейства Gammaridae – значит расписаться в бессилии. Составлять противоречивые, а значит – ненужные, неработающие диагнозы, – бессмысленно. Требуется какой-то новый подход к надродовой систематике байкальских амфипод, иначе таксономические блуждания будут бесконечны.

Автор предлагает поступить следующим образом.

Следует сосредоточиться на ядрах, на их выделении, а вопрос о статусе периферийных групп считать второстепенным. Признав периферию как естественное явление, а не как «недоработку» систематиков, мы тем самым признаем бессмысленность возможных бесконечных «перебросок» родов из одного семейства в другое и других «перестроек» в соответствии с личным «вкусом» каждого таксономиста.

Учитывая, что термины «ядро» и «периферия» – не родные для зоологии, я предлагаю в построении системы байкальских амфипод на уровне таксонов ранга семейства использовать слова **«архетип»** (соответствует ядру) и **«отклонения»** (соответствует периферии).

Архетип и отклонения в совокупности и составляют диагноз. Описание первого – это формулировка «правил» (т.е. того, что является основной сущностью таксона), а отклонения – это перечисление *всех* известных исключений из них. Например, если основу семейства составляют вооруженные («колючие») бокоплавы, то колючесть охватывается описанием архетипа, а гладкотелые, но явно родственные колючим роды или виды войдут в перечень отклонений. То есть архетип – это как бы внутренняя граница таксона, а архетип + отклонения – граница внешняя. Архетипы должны быть отграничены друг от друга (требование, обычно предъявляемое к таксонам-интенсионалам), отклонения у разных семейств могут друг с другом пересекаться. Конечно, отклоняющиеся таксоны не всегда могут быть четко отнесены к тому или иному семейству, но описание отклонений показывает, к какому семейству они точно не должны относиться.

Итак, проблема принадлежности периферийных таксонов при таком подходе хотя бы частично, но решается. Относительно самых трудных случаев все же приходится надеяться на определенный конвенционализм (согласие) исследователей в интересах стабильности номенклатуры.

Поскольку речь зашла о подходе, связанном с реконструкцией архетипов (часто упоминается также термин «прототип»), ясно, что в этом случае систематика амфипод Байкала должна быть типологической. У некоторых ученых до сих пор имеются предрассудки в отношении типологического направления, как устаревшего. Но пока сторонники эволюционной таксономии («школа Майра») и кладистической систематики («школа Хеннига») полемизировали друг с другом, выдвигая упреки в методологических огрехах, в научном сознании произошла существенная реабилитация типологии. Так, в предисловии к недавно вышедшему сборнику «Современная систематика…» (1996) И.Я. Павлинов с удивлением отметил, что ряд статей посвящен обсуждению именно типологических проблем.

Понятие архетипа – чисто типологическое. Имеется целый ряд смыслов, которые вкладывались в него в разные периоды: план строения таксона, его диагноз, «идея» таксона (нечто внематериальное) и т.д. (Любарский, 1994, 1996). С.В. Мейен понимал архетип несколько шире: как сумму гомологизированных частей (меронов) у какого-либо таксона, то есть сумму всех возможных у него состояний признаков, образующих ряды измен-

чивости (Мейен, 1978). До сих пор часто используется понимание архетипа в смысле Р.Оуена – как плана строения, как некоего «рисунка» наиболее общих особенностей организмов данного таксона (Чайковский, 1990). В данной книге речь идет об архетипах в смысле Р. Оуена.

Поскольку архетип волей-неволей воспринимается как нечто «исходное, изначальное», естественно, возникает вопрос о соотношении архетипа и гипотетического предка таксона. Отражает ли архетип основные черты организации гипотетической предковой формы того или иного семейства? Вопрос очень сложный. Напрямую отождествлять архетип и предка нельзя. Тем более что современными эволюционистами монофилетичность развития живой природы все более ставится под сомнение. Разнообразие внутри каждого таксона может в те или иные промежутки времени то увеличиваться, то уменьшаться. Однако можно, по-видимому, говорить, что описываемый нами архетип *со значительной долей вероятности* отражает строение тех (ныне существующих или уже вымерших) представителей данного таксона, которые исторически появились первыми – потому что архетип отражает ядро таксона, которое по объему должно быть не меньше периферии, и, следовательно, вероятность того, что первой возникла форма, входящая в ядро, больше вероятности того, что первой появилась форма периферийная. Таким образом, наиболее вероятно, что архетип имеет исходные для той или иной группы черты организации.

Каковы возможные альтернативные (нетипологические) подходы к систематике амфипод? Моя оценка возможностей как эволюционной таксономии, так и кладистики – пессимистическая.

Что касается первого направления, то спекулятивность схем эволюционной таксономии общеизвестна. Основной ее порок заключается в «подмене систематики историей» (Беклемишев, 1994), то есть «генеалогией», «филогенией», средств для реконструкции которой на самом деле нет. Не имея возможности углубляться в полемику, отметим, что эта полемика прекрасно сформулирована в «Методологии систематики» В.Н. Беклемишева (1994), написанной еще в 1928 году. Только одна цитата: «Систематика … представляет самостоятельную проблему, которая и разрешаться должна независимо от вопроса о генезисе, об исторической преемственности форм» (с. 84). Сразу оговорюсь, что, ведя речь о филогении, я имею в виду родственные связи животных; однако родство не сводимо к генеалогии!

Привлекательность кладистических методов в том, что они логически безупречны, могут быть (в отличие от традиционной систематики) изложены в четких инструкциях, хорошо программируются для персональных компьютеров, предоставляют возможность сопоставления результатов классифицирования разных таксономических групп. И все же кладистическая методология содержит ряд пороков, на деле лишь вредящих систематике. Об этом уже много написано, и нет необходимости составлять обзор литературы. Приведем лишь ключевые моменты:

- Большим и недоказанным исходным допущением является принцип экономии, или парсимонии (parsimony principle): дивергенция признаков считается более обычной, чем параллелизмы и реверсии[3].
- Строго дихотомический характер схем; эволюция понимается как предельно монофилетический процесс (нет места недивергентной эволюции вообще; если ее признать, метод неприменим); даже эволюционная таксономия «демократичнее» в этом отношении – она содержит концепцию градов (уровней организации; см.: Шаталкин, 1988), допускает наличие «неафишируемых» полифилетических таксонов.
- Вид в кладистике существует (как и таксоны другого ранга) только от одной точки ветвления до другой, а затем (пусть даже формально) «исчезает», давая начало двум новым.
- Формально ранг таксонов определяется порядком ветвления; наиболее продвинутые (прогрессивные) группы получают заниженный ранг, и т.д.

Таким образом, хотя кладистика и возникла как альтернатива типологическому и эволюционному направлениям в систематике, но на деле оказалась концепцией даже более догматичной и более формальной. Это хорошее упражнение для ума или пользователя персонального компьютера, но не самое удачное средство классифицирования. Между тем, данные молекулярно-биологических исследований байкальских амфипод интерпретируются именно с применением программ, предназначенных для кладистического анализа и основанных на принципе парсимонии (Sherbakov et al., 1998; Огарков, 1999; Ogarkov et al., 2000). Здесь опять возникает опасность трактовки полученных результатов анализа *сходства* (но уже по молекулярным признакам) как отражения *генеалогии* таксонов.

На возможное возражение, что уж на уровне структуры ДНК параллелизмы маловероятны, ответим, что это еще надо доказать. Имеются крайне интересные факты, недвусмысленно свидетельствующие в пользу наличия биохимических и молекулярно-биологических параллелизмов у совершенно неродственных групп организмов. Так, при сравнении белков озимой ржи и байкальских подкаменщиковых рыб (длиннокрылки, желтокрылки, малой голомянки, каменной, песчаной и красной широколобок) установлено, что у эндемичных (!) байкальских рыб, адаптированных к обитанию при низких температурах, имеются адаптационные белки, иммунохимически родственные стрессовым белкам злаковых растений – так называемым белкам холодового шока (БХШ 310) (Остроумова и др., 2000). В настоящее время не являются новостью факты направленных мутаций, обусловленных непосредственным воздействием условий окружающей среды – сформулирована так называемая функциональная концепция мута-

---

[3] В настоящее время делаются попытки учесть в компьютерных программах эти эволюционные явления. Это, например, программа SYNAP (Байков, 1999), выгодно отличающаяся от зарубежных аналогов возможностью учета не только дихотомии, но и параллелизмов и реверсий.

генеза (Корогодин и др., 1990); известны факты параллельных, однонаправленных мутаций; факты встраивания в геном эукариот многочисленных копий однородных фрагментов, известных как «мобильные генетические элементы».

Не прекращаются дискуссии о месте молекулярной биологии в современной систематике. Одни исследователи убеждены, что это лучший метод и за ним должно быть «последнее слово»; другие считают, что это – анализ всего лишь по некоторым из всей совокупности признаков (в данном случае – по структуре определенных фрагментов ДНК).

На мой взгляд, роль молекулярно-биологических исследований для систематизации эукариотных организмов нередко преувеличивается. Одно из достоинств метода в том, что структура ДНК, в отличие от многих признаков наружной морфологии, не изменяется в ходе онтогенеза. Однако, во-первых, в ходе секвенирования ДНК анализируются лишь отдельные гены (пусть даже очень важные) из их огромного множества. Во-вторых (эта мысль мне подсказана С.И.Питулько), как известно, нуклеотиды в первичной структуре ДНК организованы в кодоны, состоящий каждый из трех нуклеотидов. Из них два – значащие, а третий особой роли не играет, и замены в третьем нуклеотиде не приводят к изменению структуры кодируемой данным геном аминокислоты. Мутационные замены значимы только в nonsens-кодонах, играющих роль «точки» при считывании копий с нити ДНК, а также замены, приводящие к образованию новых nonsens-кодонов или разрушению старых. То есть количественные различия в нуклеотидном составе могут не связаны с функционированием генов прямой зависимостью. В-третьих, также общеизвестно, что гены эукариотных организмов подразделяются на структурные и регуляторные, и мутация в регуляторном гене может иметь для морфогенеза организма последствия несравненно более серьезные, чем мутация в гене структурном. Наконец, при так называемой системной реорганизации генома (Стегний, 1991) новых точковых (генных) мутаций может не происходить, но вид претерпевает существенные эволюционные преобразования за счет «перетасовки» уже накопленного генетического багажа.

Кроме того, удивляет стойкая приверженность многих геносистематиков к гипотезе «молекулярных часов», постулирующей одинаковую скорость изменения первичной структуры ДНК у любых организмов и в любые времена. «Молекулярные часы» могут подсказать лишь *относительное* время отрыва друг от друга тех или иных таксонов (в случае дивергентного хода эволюции!). Но указывать конкретное геологическое время произошедших эволюционных событий они не могут.

Между тем литература последнего времени содержит немало таких интерпретаций. В отношении байкальской фауны одним из первых их начал высказывать В.В. Черепанов (1986). Далее вышла в свет серия работ, в частности, финского ученого Р. Вяйноли (Väinölä, Kamaltynov, 1999; Väinölä et al., 2000; и др.), где содержатся прямые временные привязки эта-

пов эволюции амфипод к геологическим периодам на основе «молекулярных свидетельств». То же самое мы видим в интерпретации результатов определения генетических дистанций у популяций вида *Eulimnogammarus cyaneus* (Mashiko et al., 2000, и ряд других работ этих авторов).

О неравномерности темпов эволюции организмов уже написано немало, и, похоже, эта неравномерность признается большинством биологов. Скорость мутагенеза, как и скорость морфологической эволюции, неодинакова при различных условиях (наиболее яркий пример – ее ускорение в случае присутствия в среде веществ-мутагенов), и тем более нет никаких оснований полагать, что она была постоянной в разные времена, при различных физико-географических условиях. Кроме того, имеет место *несоответствие темпов* морфологической и молекулярной эволюции, в частности, изменений рибосомальной РНК – излюбленного «объекта» геносистематиков (Smith et al., 1995).

Поэтому, на мой взгляд, к “молекулярным доказательствам” надо относиться очень критично. И совершенно недопустимо переделывать всю систему организмов (и амфипод в том числе) на основе данных по одному или нескольким генам.

Удивляет и еще одна тенденция. До сих пор большая часть работ молекулярных биологов по исследованиям байкальской фауны выполнялась только для выяснения или уточнения родственных связей животных. То есть молекулярная биология выступала лишь в качестве «служанки систематики», хотя иной раз претензии были и на роль ее «госпожи». Между тем, Байкал как очаг интенсивной эндемичной эволюции предоставляет для нее огромное поле деятельности, массу собственных научных проблем. Познание механизмов эволюции, о необходимости которого регулярно говорится, но недостаточно делается, – это как раз прерогатива молекулярных генетиков. И к тому же можно проверить, одинаковы ли эти механизмы в разных группах фауны и в различных условиях обитания. Сведение задач молекулярной биологии только к геносистематике – ущербно. Для нее необходима собственная программа исследований.

Итак, наши возможности установить, «кто от кого произошел», в действительности очень ограничены. При отсутствии палеонтологического материала возможна лишь реконструкция архетипов и в ряде случаев – последовательности возникновения тех или иных признаков у организмов.

Однако отклонения для систематизации важны не менее, чем архетип. Проанализировав отклонения, мы можем выявить ряды параллельной изменчивости в разных таксонах. Это можно выразить правилом Кренке, касающимся уродств (как предельного выражения отклонений): признак, являющийся уродством у одного вида, обычная норма – у другого (Мейен, 1978; Чайковский, 1990). Аналогично рассуждая: то, что у одного семейства может быть редким отклонением, у другого составляет сущность архетипа. Для амфипод Байкала подобная работа – дело будущего.

А как тогда быть с традиционными дихотомическими схемами филогенетических взаимоотношений, составлением которых занимался и автор этих строк (Tachteew, 1995; Takhteev, 1997)? Может быть, имеет смысл от них отказаться?

Мне представляется, что такие схемы допустимы, но должна быть осторожность в их интерпретациях. Они допустимы лишь в качестве иллюстраций степени близости таксонов друг к другу, лишь как *логическая* реконструкция развития отклонений от архетипа, но не как прямое отображение хода эволюции, не прямое отражение пути, которым эта близость была достигнута. Родственные связи не сводятся к дихотомической генеалогии!

Для систематизации байкальских амфипод по семействам использованы морфологические признаки, как правило, хорошо видимые под бинокуляром или даже невооруженным глазом. Вопреки мнению Дж.Л. и Ч.М. Барнардов (Barnard, Barnard, 1983), считавших, что кутикулярное вооружение тела имеет не столь большое значение, какое ему придавалось, я считаю общую архитектуру этого вооружения очень важным признаком для различения как семейств, так и родов. Из нижеприведенных диагнозов очевидно, что в большинстве случае характер кутикулярного вооружения (или его первичное отсутствие) может играть определяющую роль. Кроме того, как мне пришлось убедиться, для систематизации байкальских амфипод в сравнении с морскими гораздо меньшее значение имеет строение ротовых органов. Оно у них значительно более однообразное, хотя опять же на уровне семейств их архетипы различаются, например, по числу игл (зубцов) на наружной пластинке максиллы 1.

Изложив основы избранного подхода к надродовой систематике, переходим к изложению диагнозов семейств и подсемейств байкальских амфипод с описанием архетипа и отклонений от него. Таких семейств я различаю шесть, из которых Gammaridae (в узком смысле и в отношении байкальских представителей) в дальнейшем, возможно, подвергнется подразделению на подсемейства.

Семейство Gammaridae Leach, 1814

Синонимика ввиду ее обширности не приводится.

Типовой род – *Gammarus* Fabricius, 1775.

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Тело гладкое, стройное, без кутикулярного вооружения. Не менее трех последних сегментов несут шипы по заднему краю. Голова слабо выпуклая, гладкая; рострум недлинный, межантеннальные лопасти спереди плавно или резко срезаны. Глаза темные, плоские, овальные или почковидные. Наружная пластинка максилл 1 с 11 иглами. Кокса 1 немного или существенно короче, чем 2. Базиподиты переоподов 5-7 с более-менее развитым, суживающимся книзу крыловидным краем. Эпимеральные пластинки 2 и 3 широкие, с хорошо выраженным, прямым или приостренным нижне-задним углом. Уроподы 1 и 2 с шипами.

В уроподах 3 наружная ветвь двучленистая, заметно длиннее внутренней. Тельсон глубоко расщеплен, ветви дистально сужены и несут на вершинах шипы и щетинки (или только шипы).

ОТКЛОНЕНИЯ очень разнообразны и многочисленны, что наводит на мысль о целесообразности пересмотра всего массива родов на предмет принадлежности к данному семейству. Шипы могут присутствовать на шести-семи и даже на всех сегментах тела (*Abyssogammarus sarmatus echinatus*), но могут иногда и исчезать на всех или части сегментов уросомы (*Micruropus, Macropereiopus*). Могут иметься: крутой лоб (*Ommatogammarus*), округлая межантеннальная лопасть (некоторые *Eulimnogammarus*), стержневидные базиподиты переоподов 5-7 (*Corophiomorphus*), щетинки на уроподах 1 и 2, появляющиеся независимо в разных родах. В одном случае отмечены 14 игл на наружной пластинке максилл 1 (*Eulimnogammarus violaceus*; Morino et al., 2000). У некоторых форм кокса 1 не короче 2, у других редуцируется второй членик наружной ветви в уроподах 3; иногда ветви в последних равной или почти равной длины. Наконец, имеются роды, представители которых настолько далеко отклонились от типичного "гаммарусного" облика, что не укладываются в диагноз уже по большинству признаков. Таковы, например, *Crypturopus* (толстое тело, широкая голова, широкий базиподит переопода 7, очень короткие уроподы; появление срединных бугорков на 5 и 6 сегментах мезосомы, очевидно, независимое от Carinogammaridae, и т.д.).

Семейство Acanthogammaridae Garjajew, 1901

Гаряев, 1901, с. 14-16 (subfam.). Bousfield, 1977, p. 292, 294. Schram, 1986, p. 180. Bousfield, Shih, 1994, p. 129. Kamaltynov, 1999b, p. 934. Синонимика дана частично.

Типовой род – *Acanthogammarus* Stebbing, 1899.

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Крупные и средних размеров животные. Покровы тела плотные. Имеется кутикулярное вооружение в виде зубцов, килей, обширных вздутий. Боковые ряды возвышений развиты значительно слабее срединного или отсутствуют. Глаза мелкие или средних размеров, выпуклые, темные, почковидные. Антенны длинные или средней длины, 1 пара длиннее 2, кальцеолы отсутствуют. Гнатоподы с крупными миндалевидными ладонями. Переоподы 5-7 длинные, со стройными базиподитами, задние края последних без щетинок. Эпимеральные пластинки с тупыми или закругленными нижне-задними углами.

ОТКЛОНЕНИЯ. Встречаются мелкие и даже карликовые формы (в родах *Hyalellopsis, Plesiogammarus, Koshovia*). Вооружение иногда редуцируется до слабых бугорков и вздутий (те же роды), либо развиты только краевые ряды (*Burchania*), либо срединные возвышения выражены лишь на части сегментов (*Carinurus, Coniurus*); иногда на отдельных сегментах боковые ряды развиты сильнее срединного (*Propachygammarus*). У глубоководных форм глаза белые или розовые (*Garjajewia, Koshovia, Paragarjajewia,* большая часть *Plesiogammarus*, некоторые *Acanthogammarus* и др.).

Могут укорачиваться антенны (*Brandtia latissima, Hyalellopsis*). Переоподы бывают короткие, с широкими базиподитами (*Hyalellopsis*).

Подсемейство Acanthogammarinae Garjajew, 1901

Типовой род – *Acanthogammarus* Stebbing, 1899.

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Крупные и средних размеров животные. Кутикула прочная. Тело расширено в передней части. Срединный ряд возвышений в виде хорошо развитых зубцов или килей на всех или части сегментов, боковые ряды развиты слабо или отсутствуют, краевые – в виде сильных зубцов, килей или сильно выраженных вздутий. Глаза темные, выпуклые. Коксы 1-4 крупные, высокие, 4 пара нередко с зубцом или бугром. Эпимеральные пластинки без длинных щетинок.

ОТКЛОНЕНИЯ: см. диагноз семейства.

Подсемейство Garjajewiinae Tachteew, subfam. n.

Типовой род – *Garjajewia* Sowinsky, 1915.

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Тело удлиненное, реже слегка расширенное в передней части. Срединный ряд возвышений в виде килей со вторичными шипами. Краевые ряды в виде неясных вздутий, боковые ряды отсутствуют. Голова без выростов на боковой поверхности, с развитыми межантеннальными лопастями (чаще). Глаза белые или розовые у живых особей, обесцвеченные у фиксированных. Антенны 1 не короче половины длины тела, базальный членик их стержня длинный, суженный дистально, 3-й членик короче 2-го. Коксы 1-4 небольшие, короткие, 4 пара без вооружения на наружной стороне. Базиподиты переоподов 5-7 узкие (стержневидные), крыловидный край не выражен или развит очень слабо; когти слабые. В уроподах 3 ветви с густыми щетинками, наружная лишь немного длиннее внутренней или равна ей по длине. Тельсон недлинный.

ОТКЛОНЕНИЯ. Срединный ряд возвышений у ряда видов вторично отсутствует. Межантеннальные лопасти могут быть треугольными, приостренными (*Garjajewia, Plesiogammarus zienkowiczii*), либо плавно округленными (*Paragarjajewia*, большинство *Plesiogammarus*), а глаза – темно пигментированными (*Plesiogammarus longicornis*). Эпимеральные пластинки в одних случаях с пучками довольно длинных щетинок, в других – лишены их. Наиболее продвинутые формы *Plesiogammarus* (*P. brevis* с подвидами, *P. timoshkini*) обладают сильно укороченными уроподами 3, в которых наружная ветвь примерно вдвое длиннее внутренней, обе несут лишь немногочисленные щетинки.

Семейство Pallaseidae Tachteew, 1995

Acanthogammaridae (part.) Bousfield, 1977, p. 292.
Pallaseidae. Tachteew, 1995, p. 62.
Acanthogammaridae (part.). Kamaltynov, 1999b, p. 934-936, 940.

Типовой род – *Pallasea* Bate, 1862.

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Рачки средних размеров. Срединный ряд возвышений отсутствует или развит слабо, всегда значительно слабее боковых и (или) краевых рядов (если они имеются). Боковые и краевые ряды – в виде зубцов или хорошо заметных килей; боковые развиты на мезо- и метасоме, либо только на последней, краевые - на мезосоме. Голова с небольшим рострумом и плавно округленными межантеннальными лопастями; глаза темные, округлые или яйцевидные, значительно выпуклые. Антенны 1 составляют около или более половины длины тела и примерно вдвое длиннее антенн 2; в 1 паре 3-й членик стержня обычно не короче 2-го; членики стержней цилиндрические, не укороченные; на верхней стороне базального членика в проксимальной трети ряд коротких чувствительных волосков. В антенне 2 жгут не короче 5 членика стержня; кальцеолы отсутствуют. Ротовые органы с обильными щетинками; пальпус мандибулы с хорошо развитой щеткой, занимающей не менее 1/2 длины членика; наружная пластинка максилл 1 с 11 иглами, часть из которых гребенчатые. Коксы довольно высокие, с плавно округленными углами, в 1-3 парах языковидной формы; в 5 пластинке передняя половина лишь немного выше задней. Ладони гнатоподов у самца обычно крупнее, чем у самки. Базиподиты переоподов 5-7 умеренно широкие, крыловидный край снизу не расширен. Эпимеральные пластинки широкие, часто с тонкими шипиками возле нижнего края. Уроподы 2 значительно короче 1; уроподы 3 развиты хорошо, ветви длинные, уплощенные дорсовентрально, равной длины или наружная не более чем в 2 раза длиннее внутренней. В уроподах 3 более-менее развиты перистые щетинки. Тельсон с шипами и щетинками или только с щетинками.

ОТКЛОНЕНИЯ. Иногда размеры крупные (*Pallasea cancellus*) или мелкие (*Metapallasea*, некоторые *Poekilogammarus*). Исходное устройство вооружения тела представлено у рода *Pallasea*; у прочих родов срединные и боковые ряды редуцируются, краевые сохраняются лишь в виде вздутий. Рострум может достигать значительной величины (подроды *Rostrogammarus* и *Variogammarus* рода *Poekilogammarus*), глаза то достигают огромных размеров (многие *Poekilogammarus*), то становятся узкими, плоскими и в той или иной мере депигментированными (подрод *Bathygammarus* того же рода). Эпимеральные пластинки бывают с плавно округленными нижнезадними углами (*Pallasea*) или же с приостренными (*Poekilogammarus*). Разница длин ветвей в уроподах 3 иногда достигает нескольких раз (*Pallasea grubei, Metapallasea*), причем у *Metapallasea* перистые щетинки полностью заменяются на простые. Наконец, очень оригинален род *Hakonboeckia*, у которого межантеннальные лопасти головы превращены в длинные треугольные отростки, а нижние края сегментов мезосомы простираются вниз и в стороны в виде треугольных зубцов.

Семейство Carinogammaridae Tachteew, fam. n.

Acanthogammaridae (part.) Bousfield, 1977, p. 292.

Micruropodidae (part.). Kamaltynov, 1999b, p. 941-942.

Типовой род – *Carinogammarus* Stebbing, 1899.

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Животные мелких и средних размеров. Тело слегка расширено в передней части. Срединный ряд возвышений в виде слабых продольных килей или бугорков на всех или части сегментов, боковые ряды отсутствуют, краевые в виде слабых вздутий или отсутствуют. Голова с широкими, плавно округленными межантеннальными лопастями. Глаза всегда более или менее пигментированные, слабо или средневыпуклые. Коксальные пластинки крупные, высокие, с плавно округленными углами. Базиподиты переоподов 5-7 всегда с более-менее развитым крыловидным краем. Эпимеральные пластинки широкие, с хорошо выраженным или лишь слегка скругленным нижне-задним углом. Уроподы 1 и 2 только с шипами.

ОТКЛОНЕНИЯ. Изредка размеры животных крупные, с сильно развитым срединным рядом возвышений и срезанными спереди межантеннальными лопастями (*Carinogammarus wagii*). Сильно варьируют размер и вооружение уроподов 3.

Семейство Macrohectopodidae Sowinsky, 1915

Macrohectopidae. Совинский, 1915, с. 328. Bousfield, 1977, p. 292, 294-295. Schram, 1986, p. 180. Bousfield, Shih, 1994, p. 94, 129. Тимошкин, Механикова, Шубенков, 1995, с. 489.

Macrohectopodidae. Tachteew, 1995, p. 61. Тимошкин, Механикова, Шубенков, 1995, с. 489. Kamaltynov, 1999b, p. 940-941.

Типовой род – *Macrohectopus* Stebbing, 1906 (монотипия).

В составе семейства один вид – *M. branickii* (Dybowsky, 1874).

ДИАГНОЗ. Мизидоподобные рачки. Тело стройное, гладкое; сегменты мета- и уросомы сильно вытянуты. Голова короткая, межантеннальные лопасти узкие, плавно округленные; глаза темные. Антенны 1 длиннее половины длины тела. Стержни антенн 1 и 2 длинные, во 2 паре нитевидные, в 1 значительно толще, чем во 2. Жгуты с длинными щетинками, придаточный жгутик редуцирован. Ротовые части хорошо развиты, с густыми щетинками. Наружная пластинка максилл 1 с 9-11 иглами. Ладони гнатоподов узко-миндалевидные в обеих парах, коготь длинный и тонкий. Коксы очень короткие, закругленные, в 5-6 парах почти такой же высоты, как в 3-4. Базиподиты гнатоподов и переоподов 3-4 длинные и тонкие, в 5-7 парах очень маленькие; прочие членики 5-7 пар очень длинные и тонкие; когти короткие, слабые. Эпимеральные пластинки короткие и узкие. Плеоподы сильно развиты. Уроподы тонкие; 1 пара немного длиннее 2, уроподы 3 с длинными, равными между собою ветвями, густо усажены перистыми щетинками. Тельсон с длинными узкими ветвями.

M. branickii характеризуется резко выраженной карликовостью самцов: при длине тела половозрелых самок до 38 мм длина тела самцов составляет всего 4-6 мм (Бекман, 1958; Тимошкин и др., 1995; см. также рис.

99).

Семейство Pachyschesiidae Tachteew, 1998

Family group 5. Bousfield, 1977, p. 292, 294.

Iphigenella-Pachyschesis family group? Schram, 1986.

Pachyschesiidae. Тахтеев, 1998б, с. 64.

Pachyschesidae. Kamaltynov, 1999b, p. 942.

Типовой род – *Pachyschesis* Bazikalova, 1945 (монотипия).

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Небольшие паразитические формы. Самцы значительно мельче самок или даже карликовые. Взрослые самки со вздувшейся мезосомой и выдающимся вниз объемным марсупиумом. Кутикулярное вооружение тела отсутствует. Глаза у живых особей красные или розовые, у фиксированных слабо заметны или обесцвечены. Межантеннальные лопасти головы плавно округленные. Антенны короткие, 1 пара более чем вдвое короче 2. Кальцеолы отсутствуют. Ротовые части слабые. Иглы наружной пластинки максиллы 1 в количестве 5-9, неразветвленные, со слабым односторонним оперением. Гнатоподы с довольно крупными миндалевидными ладонями. Коксы 5-7 с округленными углами, в 5 паре передняя половина высокая, значительно выше задней, с округлой, спускающейся вниз лопастью. Переоподы в совокупности образуют прикрепительный аппарат для удержания на хозяине, увеличиваются в длине от 5 к 7 паре; базиподиты с щетинками, мероподиты расширены, карпоподиты короткие, проподиты образуют подобие подклешни, с граничными шипами; когти крепкие, короткие. Эпимеральные пластинки с пучками щетинок. Уроподы с длинными простыми щетинками, шипы имеются на вершинах ветвей 1 и 2 пар. Тельсон с щетинками.

ОТКЛОНЕНИЯ. У некоторых видов наблюдаются отдельные черты, которые можно трактовать как примитивные, характерные скорее для свободноживущих форм: несильно расширенная мезосома; темно пигментированные глаза; относительно длинные и стройные членики переоподов, подклешневидное устройство проподитов которых выражено очень слабо; наличие шипов на стержнях и ветвях уроподов 1 и 2, на тельсоне, на меро- и карпоподитах переоподов; наконец, почти равные размеры тела самцов и самок.

Общему обзору систематики на уровне родов и видов мы вынуждены уделить существенно меньшее внимание и ограничиться лишь частью актуальных вопросов.

Из приведенных во «Введении» цифр, характеризующих таксономическое разнообразие бокоплавов Байкала, видно, что более четверти всех «элементарных» таксонов имеют подвидовой ранг. Согласно «биологической концепции вида», подвиды одного вида являются географическими расами (Завадский, 1968) и должны иметь обособленные друг от друга или лишь очень незначительно перекрывающиеся ареалы. Однако для Байкала это далеко не всегда так – подвиды часто обитают совместно и не являются de facto таковыми в смысле, предписываемом «биологической концепцией». Термин «подвид» по отношению к ним – лишь одна из таксономических категорий. То же самое можно констатировать для целого ряда других групп байкальской фауны – турбеллярий, олигохет, остракод, гарпактицид, моллюсков и др.

Дело в том, что ряд байкальских подвидов был описан первоначально как разновидности (varietas) Б.И. Дыбовским (Dybowsky, 1874), а также В.П. Гаряевым (1901), В.К. Совинским (1915) и А.Я. Базикаловой (1945). Впоследствии эти разновидности стали рассматриваться как подвиды, а после 1961 г., согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры, официально закрепили за собой этот ранг. То есть эти *разновидности стали подвидами чисто формальным путем*.

Другая часть байкальских подвидов появилась благодаря применению сугубо типологического подхода. А.Я. Базикалова (1945, 1962) на основании незначительности морфологических различий целый ряд видов амфипод понизила в ранге до подвида: *Micruropus littoralis crassipes*, *M. vortex vorticellus*, *M. ivanowi garjajewi*, *M. macroconus gurjanowae*, *M. macroconus calceolaris*, *Garjajewia cabanisii dershawini*, *Parapallasea borowskii wosnessenskii*, несколько представителей рода *Odontogammarus*, *Ommatogammarus carneolus amethystinus*, *Macropereiopus wagneri dagarskii*.

Наконец, некоторым подвидам сразу был придан такой ранг; это, например, описанные В.Ч. Дорогостайским (1922) *Carinogammarus wagii pallidus*, *Pallasea baikali nigromaculata*, *Parapallasea puzyllii carinulata* (теперь – *P. puzyllii nigra*; см. гл. 2.2.), *Acanthogammarus flavus rodionowi*. Характер географического распределения этих подвидов в сравнении с номинативными не имел принципиального значения.

Вопрос о правомерности статуса всех этих и многих других подвидов весьма дискуссионный. Не имея возможности далеко в него углубляться, отмечу, что дискуссия о понятии подвида далеко не нова. На мой взгляд, *нельзя смешивать географический и типологический критерии*, и нужно отдать предпочтение последнему, по крайней мере для Байкала. Еще в начале XX века С. Алфераки (1910) предлагал разделить понятия таксономического подвида и географической расы, обозначая последнюю не как subspecies, а как varietas geographica. Однако «воз и ныне там».

Другое дело, действительно ли правомерно с типологической точки зрения различать в Байкале десятки подвидов одних только амфипод. Есть разные точки зрения на этот вопрос. А.Я. Базикалова (1962) считала, что если между формами существует ряд постепенных переходов (то есть отсутствует четкий морфологический хиатус), то их надо считать подвидами, а не видами. Она прогнозировала, что в результате дальнейшей обработки массового материала по амфиподам еще ряд видов «потеряет» такой хиатус и будет понижен в ранге до подвида.

Другая точка зрения основана на результатах аллоферментного анализа (т.е. в основном на биохимическом критерии); согласно ей, большинство подвидов байкальских амфипод заслуживают статус вида (Väinölä, Kamaltynov, 1999). При этом названные авторы прогнозируют, что общее число байкальских видов может увеличиться до тысячи (речь идет не об открытии новых видов, а о дроблении «старых»).

Мне думается, что в таком дроблении нет никакого смысла. Многие такие «виды» будут очень слабо различимы друг от друга (если вообще различимы) на морфологическом уровне, и неопределенность в систематике байкальских амфипод возрастет на порядок. К тому же неясно, кто будет описывать такое количество новых таксонов и снабжать их дифференциальными диагнозами. По-видимому, методика, которую использует Р. Вяйноля, сама по себе характеризуется такой степенью разрешения, которая приводит к чрезмерному дроблению. К примеру, «ледникового реликта» *Mysis relicta* (Mysidacea) он предлагает разделить на 4 вида, что не встречает поддержки у морфологов (устное сообщение В.В.Петряшова), а европейские и американские популяции бокоплава *Pontoporeia affinis* отнести также к разным видам (Väinölä, 1990). Поэтому мне больше импонирует точка зрения А.Я. Базикаловой, и я принимаю отсутствие качественного хиатуса как критерий подвидового ранга в большинстве случаев.

Нужно также учитывать, что видовые критерии у байкальских и других пресноводных амфипод несопоставимы, что выяснилось в ходе дискуссий с иностранными коллегами. Начни мы применять видовые критерии (уровень морфологических различий), которые используются, к примеру, для рода *Gammarus*, – и количество видов также подскочит не менее чем до тысячи.

В этой же связи необходимо сказать о профессиональной ответственности таксономиста. Его труд должен облегчать работу другим специалистам, а не усложнять ее. Ибо наиболее «естественная» система – это наиболее практичная система. Систематиков биологи других специальностей нередко упрекают в таксономическом произволе, свободном «жонглировании» таксонами и их рангами: сегодня вид в одном роде, завтра – в другом, послезавтра он возводится в монотипический род, а через год – сводится в синонимы. И нельзя сказать, что подобные упреки всегда несправедливы. Поэтому необходимо *обосновывать* любое производимое номенклатурное изменение. Такая практика, когда десятки подвидов разом предлагается

возвести в ранг вида (Kamaltynov, 1999a, с. 927; Väinölä, Kamaltynov, 1999), совершенно недопустима.

Еще несколько слов о монографии Дж.Л. и Ч.М. Барнардов (Barnard, Barnard, 1983). Ее авторы произвели в отношении байкальских амфипод ряд номенклатурных изменений, очевидно, лишь на основании литературных данных. На мой взгляд, большинство предложенных ими инноваций неудачно. Странным образом они поступают в отношении родов, ранее объединенных А.Я. Базикаловой (1945, 1948б) с другими родами; без какого-либо убедительного обоснования они восстанавливают роды *Boeckaxelia*, *Dorogammarus*, *Gammarosphaera*, *Spinacanthus, Brachyuropus*. Между тем, А.Я. Базикалова как раз обосновала соединение первых трех родов с родом *Hyalellopsis*, *Brachyuropus* с *Acanthogammarus*, а *Spinacanthus* с *Brandtia*. В результате в выходящих в настоящее время публикациях наблюдается разнобой. Я не считаю нужным повторять обоснование А.Я. Базикаловой и полагаю, что более удачна ее точка зрения на эти роды. Это нашло отражение в контрольном списке (приложение).

Как отмечалось выше, ряд родов по-прежнему нуждается в ревизии. Несколько родов уже ревизованы мною ранее (Тахтеев, 1992б, 1999б, 2000а; Tachteew, 1995; Takhteev, 1997). Еще несколько пересмотрены в настоящей книге (см. гл. 2, 3). Для ревизии были взяты роды, характеризующиеся различным образом жизни (*Acanthogammarus, Pallasea, Parapallasea, Ommatogammarus, Pachyschesis*), чтобы можно было попутно выявлять эволюционные закономерности становления биоразнообразия в этой группе байкальских животных.

На мой взгляд, ревизия требуется также родам *Hyalellopsis, Macropereiopus* и *Carinurus*, несмотря на то, что последний относительно недавно был переработан Г.С. Караманом (Karaman, 1977). Подлежит пересмотру род *Pseudomicruropus*, который самим его автором, А.Я. Базикаловой (1962, с. 6), признавался сборным; она, в частности, предполагала, что после переработки системы рода *Echiuropus* вид *P. rotundatulus* придется влить в состав *Echiuropus*, но позднее, когда опубликовала ревизию последнего (Базикалова, 1975а), почему-то не сделала этого, хотя близость указанного вида к эхиуропусам, на мой взгляд, очевидна.

Но наибольшую сложность как для таксономических исследований, так и для повседневного определения представляет самый полиморфный род байкальских амфипод – *Eulimnogammarus*, упоминаемый нередко в последнее время как родовой комплекс *Eulimnogammarus*. Морфологически многие его виды очень похожи на европейский род *Echinogammarus* (к которому, кстати, и относились до 1945 г.), так что, окажись экземпляры тех и других в смеси в одной емкости, не каждый смог бы сразу различить «байкальцев» и «европейцев». Г.С. Караман (Karaman, 1975) описал в качестве главного отличительного признака *Eulimnogammarus* укороченную первую коксальную пластинку. Однако не все входящие в этот родовой комплекс виды обнаруживают такую особенность. Тем самым на этом, бо-

лее низком таксономическом уровне проявляется то же самое явление, которое охарактеризовано в отношении семейств как архетип и отклонения. Укороченная кокса 1 – черта, свойственная только архетипу *Eulimnogammarus*.

Таксономические проблемы, связанные с этим родом, затронуты в обзоре Р.М. Камалтынова (1992). Одна из них – о валидности самого родового названия, поскольку название одного из подродов – *Heterogammarus* Stebbing, 1899 – оказалось более старшим, чем *Eulimnogammarus* Bazikalova, 1945. Я.Г. Сток (Stock, 1969) в связи с этим предложил разделить данный род на два – *Eulimnogammarus* (объединяющий два базикаловских подрода – номинативный и *Philolimnogammarus*) и *Heterogammarus* (со включением оставшихся подродов).

В дальнейшем Дж.Л. Барнард и Ч.М. Барнард (Barnard, Barnard, 1983) просто подняли подроды, созданные в пределах рода *Eulimnogammarus* А.Я. Базикаловой (1945), до ранга родов. На деле же ситуация гораздо сложнее, и существующее подродовое (родовое в понимании указанных авторов) деление нас устроить не может. Так, например, ряд представителей *Philolimnogammarus* настолько близки к видам номинативного подрода, отличаясь от них лишь незначительной разницей в строении базиподита переопода 7, что нет никакого смысла разводить их по разным подродам или тем более родам. Это же отмечалось и Я.Г. Стоком (Stock, 1969).

О начале новой ревизии рода *Eulimnogammarus* объявлено Х. Морино и Р.М. Камалтыновым (Morino, Kamaltynov, 1997); был составлен список типовых экземпляров видов этого рода, хранящихся в различных музеях мира (Morino, 1998). На данный момент пока опубликованы только результаты фенетического анализа (Morino, Kamaltynov, 1997; Morino et al., 2000), охватившего лишь часть видов и не приведшего к каким-либо формальным номенклатурным изменениям. Разнобой в понимании ранга базикаловских подродов *Eulimnogammarus* продолжается. Так, например, широко исследуемый вид *Eulimnogammarus cyaneus* в одних публикациях упоминается под этим названием, в других – как *Philolimnogammarus cyaneus*.

Думается, что полная ревизия *Eulimnogammarus* – дело не одного года. В нем явно будет описан еще не один новый вид. Здесь же пока поступим следующим образом (см. приложение). В составе рода *Eulimnogammarus* остается три подрода: *Eulimnogammarus* s. str., *Philolimnogammarus* (в усеченном составе; см. ниже) и *Eurybiogammarus*. Из последнего вид *E. hyacynthinus* переносится в род *Ommatogammarus* (см. гл. 2.3.). Подрод *Corophiomorphus* настолько значительно отличается от прочих эулимногаммарусов (строение головы, антенн, базиподитов переоподов и др.), что есть смысл действительно рассматривать его в качестве отдельного рода. Также отдельным родом в списке проходит *Heterogammarus*; как и вышеупомянутое предложение Я.Г. Стока, это избавляет нас от необходимости менять устоявшееся родовое название *Eulimnogammarus* на более старшее

Heterogammarus.

Вместе с тем, *Heterogammarus* – явно сборная группа (вероятно, потому и получил такое название). К типовому виду *H. sophianosii* примыкает только *H. capellus*. Еще три вида относятся к этому виду лишь условно. По двум из них (*H. ignotus, H. incertus*) не удалось просмотреть типовой материал, и, по-видимому, он утрачен. У единственного сохранившегося экземпляра *H. bifasciatus* из сборов Б.И. Дыбовского (Берлинский музей) обнаружены зачатки срединного ряда вооружения на сегментах тела. То есть вероятно, что он вообще должен относиться к семейству Carinogammaridae. Окончательно решить вопрос пока невозможно, так как указанный экземпляр находится в плохом состоянии, не исключена и путаница экземпляров при хранении.

Некоторые номенклатурные изменения касаются также нескольких представителей базикаловского подрода *Philolimnogammarus*. В его составе выделяется группа мелких видов, обнаруживающая от остальных *Philolimnogammarus* отличия гораздо большие, чем последние от представителей номинативного подрода (*Eulimnogammarus* s. str.). Из видов данной группы к *Philolimnogammarus* при установлении этого подрода (Базикалова, 1945) был первоначально отнесен только *E. obsoletus* Baz., 1945. В дальнейшем, при ревизии рода *Micruropus*, А.Я. Базикалова (1962) перевела в его состав *Micruropus (Microgammarus) simplex* (Sow., 1915), а еще позже добавила два новых вида *Eulimnogammarus (Philolimnogammarus) simpliciformis* Baz., 1975 и *E. (Ph.) minimus* Baz., 1975 (Базикалова, 1975б).

Вся эта группа представляет интерес как близкая к вероятным исходным формам для паразитического рода *Pachyschesis* (см. гл. 3). Еще В.К. Совинский (1915) видел обособленность *E. simplex* и установил для него специальный род *Microgammarus*, в состав которого включил также *M. minutus* Sow., 1915. Дальнейшая судьба этого рода такова. А.Я. Базикалова считала *Microgammarus* лишь подродом в роде *Micruropus*, попутно включив в состав этого подрода *Micruropus glaber* (Dyb., 1874), *M. vortex* (Dyb., 1874) и несколько новых, описанных ею видов и подвидов: *Micruropus brevicauda, M. glaber murini, M. koshowi, M. koshowi setosus, M. macrochirus, M. vorticellus*. Впоследствии она вообще упразднила деление *Micruropus* на подроды, а *M. simplex* вместе с *M. macrochirus* перевела в состав *Eulimnogammarus*. Что касается *E. macrochirus*, то этот вид действительно может считаться типичным эулимногаммарусом, несмотря на свои малые размеры, и относиться к номинативному подроду. Из числа других видов он наиболее близко примыкает к *E. grandimanus* (прежде всего по очень крупным ладоням гнатоподов первой пары у обоих видов).

Другой вид из первоначального состава *Microgammarus – M. minutus* – окончательно оказался в составе рода *Micruropus*. Я пока тоже оставляю его там, учитывая наличие у него длинных щетинок по заднему краю базиподитов переоподов, одночленистой наружной ветви уроподов 3 и др. Однако у этого вида интересное, а именно подклешневидное, строение про-

подитов переоподов, не встречающееся у других *Micruropus*, но представленное у паразитических амфипод рода *Pachyschesis*. Вероятно, положение *M. minutus* в системе в будущем может измениться.

Дж.Л. Барнард и Ч.М. Барнард (Barnard, Barnard, 1983) вновь восстановили подродовое деление *Micruropus*, никак не обосновав этот шаг. И снова приходится констатировать, что их поспешные номенклатурные действия лишь внесли дальнейшую путаницу. Так, виды *E. macrochirus* и *E. simplex* ими снова перечисляются в составе *Micruropus*. Непонятно, почему авторы не признают их перенос в род *Eulimnogammarus*, произведенный А.Я. Базикаловой (1962); вероятнее всего, они просто не вчитывались в эту работу. Кроме того, для подрода *Microgammarus* ими был обозначен в качестве типового вид *Gammarus glaber* Dybowsky, 1874. Это обозначение невалидно, так как, во-первых, данный вид не был включен в состав *Microgammarus* его автором, В.К. Совинским (1915); во-вторых, типовой вид *Microgammarus* был обозначен еще Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924). Он выделил в этом качестве *Microgammarus minutus* Sowinsky, 1915.

В связи с изложенным возникает правомерный вопрос о восстановлении особого статуса для рассматриваемой группы видов, группирующихся вокруг *E. simplex*. Их нельзя относить ни к *Eulimnogammarus*, ни к *Micruropus*. При этом невозможно восстановить их в качестве рода *Microgammarus*, поскольку, как только что сказано, в качестве типового вида последнего Б.И. Дыбовским обозначен *M. minutus*, в свою очередь, ныне входящий в состав рода *Micruropus*. Поэтому возникает необходимость установления нового рода для этих четырех видов, которому я даю название *Bazikalovia*.

В завершение данной главы приводится диагноз этого нового рода и полностью переработанный ключ для определения всех родов байкальских амфипод. Полный список всех семейств, родов, видов и подвидов амфипод Байкала, составленный с учетом проведенных мною таксономических ревизий, помещен в приложении в конце книги.

Род *Bazikalovia* Tachteew, gen. n.

Типовой вид – *Microgammarus simplex* Sowinsky, 1915.

ДИАГНОЗ. Мелкие формы; длина тела не более 10 мм. Тело гладкое. Шипики имеются только на сегментах уросомы. Глаза темные. Обе пары антенн без кальцеол. Придаточный жгутик 1-2-члениковый[4]. Коксальная пластинка 1 не отличается существенно по длине от последующих. Базиподиты переоподов 5-7 широкие, их задний край выпуклый, без длинных щетинок, в нижней части образует плавно округленную, спускающуюся вниз лопасть. Уроподы 1 и 2 только с шипами. Уроподы 3 вооружены ши-

[4] Указание А.Я. Базикаловой (1975б) о 4-члениковом придаточном жгутике у *B. simpliciformis*, по-видимому, ошибочное; на ее рисунке антенны 1 этого вида в придаточном жгутике изображен один членик.

пами и единичными, недлинными простыми щетинками; наружная ветвь двучленистая, длиннее внутренней, второй членик конический, хорошо заметный. Тельсон рассечен до основания, его ветви с 2-3 апикальными шипиками.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. От *Eulimnogammarus* отличается коротким придаточным жгутиком антенны 1, незначительной разницей в высоте 1 и 2 коксальных пластинок (или их равенством), наличием плавно округленной лопасти крыловидного края в базиподитах переоподов 6 и 7 пар (у *Eulimnogammarus* лопасть угловатая или отсутствует). От *Micruropus* отличается отсутствием длинных щетинок на заднем крае базиподитов переоподов 5-7.

СОСТАВ РОДА: *B. simplex* (Sowinsky, 1915), *B. obsoleta* (Bazikalova, 1945), *B. simpliciformis* (Bazikalova, 1975), *B. minima* (Bazikalova, 1975).

ЭТИМОЛОГИЯ. Род назван в честь выдающегося специалиста по систематике байкальских амфипод Александры Яковлевны Базикаловой.

Ключ для определения родов амфипод, обитающих в озере Байкал [5]

1 (2) 5 членик стержня антенны 2 на конце вздут, окружен венчиком тонких перистых щетинок; жгут тонкий, резко отличается от него по толщине . . . . *Plesiogammarus* Stebb.

2 (1) 5 членик стержня антенны 2 на конце не вздут, проксимальная часть жгута не отличается резко от него по толщине.

3 (8) Кутикулярные выросты на сегментах метасомы имеются и снабжены вторичными шипами.

4 (5) Срединный ряд возвышений отсутствует, боковые ряды в виде парных бугорков с каждой стороны, несущие шипы на всех сегментах мезо- и метасомы. 2-4 коксальные пластинки с рядом шипов по нижнему краю . . . . *Polyacanthisca* Baz. (1 вид – *P. calceolata* Baz.)

5 (4) Срединный ряд возвышений более или менее развит. 2-4 коксальные пластинки без шипов или с шипами на боковой поверхности, но не вдоль нижнего края.

6 (7) Тело удлиненное. Переоподы 5-7 длинные, тонкие. Глаза белые, у фиксированных экземпляров не заметны. Жгут антенны 2 уплощен, зазубрен с внутреннего края. Крупные формы . . . . *Garjajewia* Sow.

7 (6) Тело компактное, в передней части расширенное. Переоподы 5-7 короткие, толстые. Глаза темные, всегда заметны у фиксированных эк-

---

[5] По ключу не определяются 4 вида, условно относимые к несомненно сборному роду *Heterogammarus* – *H. tenuis, H. ignotus, H. incertus, H. bifasciatus*, но нуждающиеся в уточнении их таксономического положения. Также не соответствует ключу один из представителей сборного рода *Pseudomicruropus* – *P. chargoensis*. В ключ не вошел эндемичный род из р. Ангары – *Fluviogammarus* Baz., 1945, который А.Я. Базикалова (1951а) предложила объединить с родом *Eulimnogammarus*.

земпляров. Жгут антенны 2 не уплощен и не зазубрен . . . . . *Brandtia* Bate

8 (3) Кутикулярные выросты на сегментах метасомы без вторичных шипов, либо вообще отсутствуют.

9 (19) Срединный ряд возвышений хорошо развит хотя бы на части сегментов тела, где представлен отчетливо выраженными зубцами, килями или крупными приостренными бугорками.

10 (11) Срединный ряд возвышений наиболее развит на 1 и 2 сегментах уросомы . . . . *Coniurus* Sow.

11 (10) Срединный ряд возвышений наиболее развит на сегментах мезо- или метасомы (иногда крупное возвышение имеется на 1 сегменте уросомы, но на 2 отсутствует).

12 (13) Боковые ряды возвышений на сегментах метасомы в виде вертикально поставленных зубцов . . . . *Propachygammarus* Baz.

13 (12) Боковые ряды возвышений в виде слабых бугорков или отсутствуют.

14 (15) Возвышения срединного ряда наиболее развиты на 2 и 3 (или только на 3) сегментах метасомы, где представлены высокими и длинными в основании килями, либо сплющенными сверху “площадками”; на первых сегментах мезосомы – лишь в виде бугорков . . . . *Carinurus* Sow.

15 (14) Возвышения срединного ряда представлены килями или зубцами с первых сегментов мезосомы, постепенно увеличиваясь в размерах к концу мезосомы или к метасоме.

16 (17, 18) Срединный ряд возвышений в виде низких, тупых килей . . . . *Hyalellopsis* Stebb. (part.)

17 (16, 18) Срединный ряд возвышений в виде острых зубцов или возвышенных тупых килей . . . . *Acanthogammarus* Stebb.

18 (16, 17) Срединный ряд возвышений в виде длинных, сплющенных с боков и срезанных сверху килей . . . . . *Carinogammarus* Stebb. (part.)

19 (9) Срединный ряд возвышений отсутствует или развит слабо – в виде очень низких килей или маленьких бугорков.

20 (29) Имеются боковые и (или) краевые ряды возвышений в виде приостренных или тупых зубцов либо хорошо развитых килей хотя бы на части сегментов.

21 (22) Тело короткое и широкое. Уроподы 3 укороченные или даже рудиментарные . . . . *Hyalellopsis* Stebb. (part.)

22 (21) Тело удлиненное, стройное. Уроподы 3 развиты нормально или сильнее обычного.

23 (24) Нижне-передние углы головы вытянуты в длинные острые зубцы . . . . *Ceratogammarus* Sow. (part.)

24 (23) Нижне-передние углы головы закруглены, зубцов не образуют.

25 (26) Краевые ряды возвышений имеют вид вздутий или низких валиков (боковые ряды – в виде зубцов или плоских килей) . . . . *Parapallasea* Stebb.

26 (25) Краевые ряды возвышений имеют вид зубцов или хорошо развитых килей[6].

27 (28) Уроподы 3 только с простыми щетинками. Когти переоподов рудиментарные (см. рис. 21а) . . . . *Burchania* gen. n.

28 (27) В уроподах 3 имеются перистые щетинки. Когти переоподов не рудиментарные . . . . *Pallasea* Bate

29 (20) Боковые и краевые ряды возвышений отсутствуют или представлены неясными вздутиями или слабыми бугорками.

30 (47) Имеется слабо выраженный срединный ряд возвышений в виде низких килей или бугорков хотя бы на части сегментов[7].

31 (36) Тело толстое, широкое.

32 (35) Придаточный жгутик одночленистый.

33 (34) Тельсон цельный или лишь с неглубокой выемкой . . . . *Hyalellopsis* Stebb. (part.; подрод *Hyalellopsis* s.str.)

34 (33) Тельсон рассечен до основания . . . . . *Crypturopus* Sow. (part.)

35 (32) Придаточный жгутик из нескольких члеников . . . . *Cheirogammarus* Sow. (1 вид – *Ch. inflatus* Sow.)

36 (31) Тело стройное или лишь немного расширенное в передней части.

37 (44) Уроподы 3 с двучленистой наружной ветвью.

38 (39) Уроподы 1 и 2 вооружены редкими шипами и простыми щетинками . . . . *Metapallasea* Baz. (1 вид – *M. galinae* Baz.)

39 (38) Уроподы 1 и 2 вооружены только шипами.

40 (41) Наружная ветвь уроподов 3 не менее чем в 3 раза длиннее внутренней, ее 2-й членик очень короткий . . . . *Gmelinoides* Baz. (в Байкале 1 вид – *G. fasciatus* (Stebb.))

41 (40) Наружная ветвь уроподов 3 не более чем вдвое длиннее внутренней, ее 2-й членик хорошо заметный, конический.

42 (43) Базиподиты переоподов 6 и 7 с очень короткими и редкими щетинками по заднему краю . . . . *Carinogammarus* Stebb. (part.)

43 (42) Базиподиты переоподов 6 и 7 с длинными или средней длины щетинками по заднему краю, сидящими часто и на наружной поверхности членика . . . . *Echiuropus* Sow. (part.; подрод *Asprogammarus* Baz.)

44 (37) Уроподы 3 с одночленистой наружной ветвью.

45 (46) Концевой членик пальпуса мандибулы узкий, с параллельными краями, щетка очень короткая, сдвинута к самому дистальному концу членика . . . . *Pseudomicruropus* (подвид *P. rotundatulus magnus* Baz., самки)

46 (45) Концевой членик пальпуса мандибулы обычной (ланцетовидной) формы . . . . *Echiuropus* Sow. (part.)

47 (30) Срединный ряд возвышений отсутствует на всех сегментах.

---

[6] Исключение составляют некоторые морфы небайкальского вида *Pallasea quadrispinosa*, обладающие заметно редуцированным вооружением (см. главу 2).

[7] У вида *Echiuropus levis* срединные бугорки могут иметься или отсутствовать.

48 (53) Стержни антенн 1 в несколько раз толще стержней антенн 2; последние с очень длинными и тонкими 4 и 5 члениками. Переоподы 6 и 7 длинные, очень тонкие, нитевидные.

49 (50) Придаточный жгутик отсутствует (под микроскопом может быть виден его рудимент). Ветви уроподов 1 несут только мелкие шипики, ветви уроподов 2 и 3 – густые перистые щетинки. Самцы карликовые. В планктоне Байкала . . . . . *Macrohectopus* Stebb. (1 вид – *M. branickii* (Dyb.)).

50 (49) Придаточный жгутик многочлениковый. Ветви уроподов всех трех пар с перистыми щетинками.

51 (52) Антеннальный конус равен длине 3 членика стержня антенны 2 или короче него . . . . *Leptostenus* Baz. (1 вид – *L. leptocerus* (Dyb.))

52 (51) Антеннальный конус значительно длиннее 3 членика стержня антенны 2 . . . . *Paragarjajewia* Baz.

53 (48) Стержни антенн 1 равны по толщине стержням антенн 2, либо тоньше их, либо менее чем в 2 раза толще.

54 (55) Стержни антенн 2 значительно толще стержней антенн 1. В базиподитах переоподов 6 и 7 крыловидный край в дистальной части не развит или выражен слабо, никогда не образует ни оттянутого угла, ни закругленной лопасти . . . . *Corophiomorphus* Baz.

55 (54) Стержни антенн 1 и 2 не различаются значительно по толщине. Ширина крыловидного края базиподитов переоподов 6 и 7 в дистальной части варьирует от полного отсутствия до обширной лопасти.

56 (57) Антеннальный конус длинный и тонкий, отогнут вниз и назад, к ротовым частям. Глаза очень крупные, черные, почковидные. Крыловидный край базиподитов переоподов 5-7 в нижней части с округленной лопастью во всех трех парах. Самки значительно мельче самцов . . . . *Baicalogammarus* Stebb. (1 вид – *B. pullus* (Dyb.))

57 (56) Антеннальный конус никогда не загнут назад, направлен вперед, либо вперед и вниз, варьирует по длине и толщине.

58 (61) Межантеннальные лопасти головы значительно выступают вперед, намного дальше короткого рострума, иногда превращены в рогоподобные выросты. Шипами (хотя бы слабыми) усажены все сегменты метасомы.

59 (60) Шипы сидят, начиная с 5-7 сегментов мезосомы. Уроподы 2 только с шипами . . . . *Ceratogammarus* Sow. (part.)

60 (59) Шипы сидят, лишь начиная с 1 сегмента метасомы. Внутренняя ветвь уроподов 2, кроме шипов, с короткими простыми щетинками . . . . *Lobogammarus* Baz. (1 вид – *L. latus* Baz.)

61 (58) Межантеннальные лопасти головы не длиннее рострума или лишь незначительно выступают вперед (если значительно, то шипы на 1 сегменте метасомы отсутствуют).

62 (83) На уроподах 3 всегда имеются перистые щетинки (иногда также и на 1-2 парах).

63 (64) Боковые края сегментов мезосомы продолжаются вниз и в

стороны в виде треугольных зубцов, прикрывающих верхнюю часть коксальных пластинок. Голова сильно выпуклая с загнутым вниз рострумом, межантеннальные лопасти в виде направленных вниз треугольных отростков . . . . *Hakonboeckia* Stebb. (1 вид – *H. strauchi* (Dyb.))

64 (63) Боковые края сегментов мезосомы и межантеннальные лопасти головы не образуют треугольных отростков.

65 (66) Придаточный жгутик из 1 или 2 члеников (в последнем случае второй членик маленький, едва заметный) . . . . *Micruropus* Stebb. (part.)

66 (65) Придаточный жгутик не менее чем из двух нормально развитых члеников.

67 (70) Ветви уроподов 3 практически равной длины; наружная, за редким исключением, одночленистая[8]; обе несут перистые щетинки с обеих сторон. Голова нередко (хотя и не всегда) с длинным приостренным рострумом.

68 (69) На вершинах ветвей уроподов 3 сидит по пучку простых щетинок (тогда как оба края заняты перистыми щетинками) . . . . *Poekilogammarus* Stebb.

69 (68) На вершинах ветвей уроподов 3 сидят только шипы, простые щетинки отсутствуют . . . *Gymnogammarus* Sow. (1 вид – *G. macrurus* Sow.)

70 (67) Наружная ветвь уроподов 3 заметно неравной длины с внутренней, двучленистая (если одночленистая, то длиннее внутренней в несколько раз), перистые щетинки иногда отсутствуют на наружной стороне наружной ветви. Рострум короткий, тупой, либо отсутствует.

71 (78) Шипами усажены только 3 сегмента уросомы. Сегменты метасомы голые или с единичными, очень короткими щетинками по заднему краю.

72 (73) Задние края базиподитов переоподов 5-7 заканчиваются острыми, свисающими вниз зубцами . . . . *Odontogammarus* Stebb.

73 (72) Задние края базиподитов переоподов 5-7 зубцов не образуют, в нижней части сходят на нет или заканчиваются угловатой лопастью.

74 (75) Глаза крупные, широко-почковидные или неправильной формы, с вырезанными краями. Высота глаза существенно превышает диаметр базального членика антенны 1 . . . . *Ommatogammarus* Stebb.

75 (74) Глаза небольшие, узко-почковидные или овальные, их высота меньше или лишь немного больше диаметра базального членика антенны 1.

76 (77) Крыловидный край базиподита переопода 7 в нижней части не развит . . . . *Heterogammarus* Stebb. (part.)

77 (76) Крыловидный край базиподита переопода 7 в нижней части развит, заканчивается отчетливо выраженным углом . . . . *Eulimnogammarus* Baz. (подрод *Eurybiogammarus* Baz., part.);

[8] Если наружная ветвь двучленистая, то уроподы 1 и 2 густо усажены простыми (не перистыми) щетинками.

\+ *Gammarus* Fabr.[9].

78 (71) Шипами усажены не менее 4 последних сегментов тела[10].

79 (80) Пальпус максиллипед с рудиментарным (очень коротким) коготком. Глаза крупные, неправильной формы, снизу значительно расширены . . . . *Abyssogammarus* Sow. (part.)

80 (79) Пальпус максиллипед с коготком нормальной длины. Глаза правильной формы, почковидные или бисквитообразные.

81 (82) 3 членик стержня антенны 2 на дистальном конце образует с наружной стороны направленный вперед вырост, заканчивающийся пучком длинных щетинок; 4 членик расширен на дистальном конце, который в 2 и более раза толще проксимального конца 5 членика . . . . *Abyssogammarus* Sow. (вид *A. swartschewskii* Sow.)

82 (81) Стержни антенн 2 без указанных особенностей . . . . *Eulimnogammarus* Baz. (part.)

83 (62) На уроподах 3 перистые щетинки обычно отсутствуют[11] (уроподы 1 и 2 всегда без перистых щетинок).

84 (85) Пальпус мандибулы с длинным и узким концевым члеником, имеющим только апикальные щетинки, без щетки, или же щетка очень короткая, сдвинута на самый дистальный конец членика. Мелкие формы (до 5 мм) с темными округлыми глазами . . . . *Pseudomicruropus* Baz. (part.)

85 (84) Пальпус мандибулы с обычно устроенным, расширенным в средней части концевым члеником и развитой щеткой[12].

86 (93) Тело короткое, широкое. Переоподы короткие.

87 (88) Придаточный жгутик не менее чем из 2 члеников . . . . *Pachyschesis* Baz.

88 (87) Придаточный жгутик одночлениковый.

89 (90) Тельсон цельный. Уроподы 3 рудиментарные . . . . *Hyalellopsis* Stebb. (part.)

90 (89) Тельсон рассечен до основания. Уроподы 3 часто короткие, но не рудиментарные.

91 (92) Глаза у фиксированных экземпляров заметны, широко расставлены друг от друга на широкой и низкой голове, обращены вверх и в стороны. Длина тела более 6 мм . . . . *Crypturopus* Sow.

92 (91) Глаза у фиксированных экземпляров не видны. Длина тела до

---

[9] Из рода *Gammarus* в Байкале – только 1 вид: *G. lacustris* Sars, изредка встречающийся лишь в прибрежно-соровой зоне.

[10] Изредка с шипами только сегменты уросомы; в этом случае 3 сегмент метасомы с заметными, довольно длинными щетинками, сидящими на заднем крае и чаще всего также на дорсальной поверхности.

[11] Иногда имеются лишь единичные перистые щетинки среди простых; в этом случае всегда: а) наружная ветвь уроподов 3 двучленистая; б) крыловидный край базиподитов переоподов 5-7 без длинных щетинок; в) придаточный жгутик многочленистый . . . . *Eulimnogammarus* Baz. (part.)

[12] Только у вида *Micruropus klukii* (Dyb.) концевой членик пальпуса без щетки, но с пучками густых щетинок на противоположном (верхнем) крае.

4-6 мм . . . . *Homocerisca* Baz.

93 (86) Тело прогонистое, цилиндрическое или лишь слегка расширенное в передней части.

94 (97) Базиподиты переоподов 5-7 с шипиками или очень короткими одиночными щетинками по заднему краю.

95 (96) Крыловидный край базиподитов переоподов 5-7 в нижней части образует плавно округленную лопасть. Длина тела всегда менее 10 мм . . . . *Bazikalovia* gen. n.

96 (95) Крыловидный край базиподитов переоподов 5-7 в нижней части сходит на нет или выдается отчетливым углом . . . . *Eulimnogammarus* Baz. (part.)

97 (94) Базиподиты переоподов 5-7 с довольно длинными (и нередко густыми) щетинками по заднему краю.

98 (99) Придаточный жгутик одночлениковый (в одном случае имеется очень короткий второй членик). Глаза в большинстве случаев темные . . . . *Micruropus* Stebb. (part.)

99 (98) Придаточный жгутик не менее чем из 2 нормально развитых члеников. Глаза у живых особей белые, маленькие, у фиксированных не видны.

100 (101) Базиподиты переоподов 5-7 стержневидные, крыловидный край не развит или сохраняется лишь в виде слабого рудимента в проксимальной части . . . . *Koshovia* Baz. (1 вид – *K. mirabilis* Baz.)

101 (100) Базиподиты переоподов 5-7 с широким или узким, но всегда хорошо выраженным крыловидным краем . . . . . . *Macropereiopus* Sow.

Глава 2
ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОЧЕРКИ НЕКОТОРЫХ РОДОВ БАЙКАЛЬСКИХ АМФИПОД

2.1. К систематике родов *Pallasea* Bate, 1862, *Acanthogammarus* Stebbing, 1899 и *Burchania* gen. nov.

Два рода, объединяющих очень оригинальных по своему внешнему облику представителей вооруженных амфипод, – *Pallasea* и *Acanthogammarus*, – считались сравнительно “благополучными” в таксономическом отношении и довольно простыми в определении. Оказалось, что это не так. Оба потребовали полной ревизии, с пересмотром состава подродов, необходимостью описания одних, новых для науки форм, сведения в синонимы других и с переносом части представителей в отдельные, самостоятельные роды.

Род *Pallasea* включал до завершения представленной здесь ревизии 14 видов и 8 подвидов, сгруппированных в 3 подрода – *Pallasea* s. str., *Pentagonurus* Sowinsky, 1915 (syn.: *Homalogammarus* Bazikalova, 1945) и *Propachygammarus*; род *Acanthogammarus* – 11 видов и 4 подвида, объединенных в подроды *Acanthogammarus* s str. и *Brachyuropus* Sowinsky, 1915.

Таксономические изменения заключаются в следующем. Подрод *Propachygammarus* рода *Pallasea*, объединяющий формы, как совершенно верно заметила А.Я. Базикалова (1945), «наиболее уклоняющиеся от типичных представителей рода» (с. 138), получает статус самостоятельного рода. Характер кутикулярного вооружения пропахигаммарусов не имеет ничего общего с таковым у *Pallasea*; прежде всего речь идет о зубцах боковых рядов, не направленных назад на метасоме и последних сегментах мезосомы, как у *Pallasea*, а поставленных вертикально, перпендикулярно поверхности сегментов (см. рис. 94б). Кроме того, тело *Propachygammarus* расширено в передней части; иначе, чем у *Pallasea*, устроены антенны и базиподиты переоподов, приближаясь по своему строению к таковым рода *Acanthogammarus*. Таким образом, в рамках системы байкальских амфипод, пересмотренной на уровне семейств (см. гл. 1), *Propachygammarus* относится мною к семейству Acanthogammaridae, но не Pallaseidae.

Вместе с тем, и состав самого *Propachygammarus* подвергается пересмотру. Прежде всего, вид *P. meissneri* по характеру вооружения тела, строению головы, стержней антенн, когтей переоподов и некоторым другим особенностям должен быть исключен из *Propachygammarus*; он выделяется в отдельный монотипический род *Burchania*, наиболее близкий к роду *Carinurus*, но не имеющий характерных для последнего хорошо развитых дорсальных выростов на метасоме. Подробнее этот вопрос обсуждается в «Замечаниях» к диагнозу *B. meissneri*.

С другой стороны, вид *Acanthogammarus maximus*, несмотря на

крупные размеры тела и хорошо развитое вооружение, вообще не должен относиться к роду *Acanthogammarus*; он перемещается в род *Propachygammarus*. Это обосновано тем, что его вооружение на самом деле совершенно отлично от вооружения видов *Acanthogammarus* (и, в частности, номинативного подрода, к которому рассматриваемый вид относился). У *Acanthogammarus* боковые ряды возвышений не выражены или развиты очень слабо, в виде бугорков. У *Propachygammarus maximus* боковые ряды на сегментах метасомы развиты хорошо и имеют вид вертикально поставленных зубцов, значительно превышающих возвышения срединного ряда, которые у взрослых животных на метасоме заметно уменьшаются в сравнении с мезосомой и представлены лишь вздутиями (у акантогаммарусов – зубцами). Краевые ряды возвышений также отличны от свойственных роду *Acanthogammarus* и, в частности, его номинативному подроду, у видов которого особенно сильно развиты зубцы на 4 сегменте мезосомы, реже на 4 и 5 сегментах одновременно (*A. brevispinus*, *A. subbrevispinus*). У *P. maximus* сильнее прочих развиты краевые зубцы 5 сегмента мезосомы (см. рис. 18, 19), причем они, в отличие от типичных акантогаммарусов, особенно мощные в сечении и притупленные на вершине. Иное строение, нежели у *Acanthogammarus*, имеет также голова *P. maximus*. Так, у этого вида хорошо развитый, загнутый вверх рострум, напоминающий рог. Нечто подобное можно видеть у *Propachygammarus bicornis*, с той разницей, что у последнего рострум рассечен надвое, и, соответственно, загнутых вверх «рогов» два (эта особенность отражена и в самом названии вида). Для акантогаммарусов описанное устройство рострума не характерно. Думается, что черты, общие у *P. maximus* с представителями рода *Acanthogammarus*, надо считать одним из проявлений филогенетических параллелизмов (см. гл. 4).

Другие изменения в роде *Acanthogammarus* также касаются только его номинативного подрода – *Acanthogammarus* s. str. Во-первых, установлено, что вид *Acanthogammarus godlewskii* (Dybowsky, 1874) определялся неправильно всеми авторами опубликованных таксономических работ после Б.И. Дыбовского. В.П. Гаряевым (1901) этот вид был повторно описан под названием *Polyacanthus albus* и в дальнейшем фигурировал во всех основных работах как *Acanthogammarus albus* (Garj., 1901). В пользу устанавливаемой синонимии *A. godlewskii* sensu: Dybowsky и *A. albus* говорят следующие положения в первоописании Б.И. Дыбовского (Dybowsky, 1874) вида *A. godlewskii*: 1) общее описание вооружения тела, и особенно краевых зубцов на 4 сегменте мезосомы; отмечен факт их сильной колючести, способности вызывать повреждения рук («колючая бокоплавка»); 2) описание 1 коксальной пластинки, а именно – вытянутого в *острый шип* нижне-переднего угла; 3) описание 4 коксальной пластинки – пятиугольной, с коротким, но острым зубцом на боковой поверхности; 4) описание тельсона, который рассечен до середины, а его цельная (проксимальная) половина несет продольный киль; 5) описание прижизненной окраски – она беловато-желтая, с более темными полосами по задним краям сегментов; 6) наконец, цветной рисунок Б.И. Дыбовского.

Вид, долгое время ошибочно определявшийся как *A. godlewskii*, характеризующийся менее колючим телом, более темной прижизненной окраской и вытянутой в округленную лопасть (но не шип) 1 коксальной пластинкой, оказался новым для науки и описывается ниже под названием *Acanthogammarus lappaceus*.

Во-вторых, сложившиеся представления (Базикалова, 1945, с. 300; Кожов, 1972, с. 125, и др.) о том, что *A. victorii victorii* (Dyb., 1874) географически замещается в северной части озера подвидом *A. victorii maculosus* Dor., 1930, оказались упрощенными. Реальная картина гораздо сложнее. В.Ч. Дорогостайский (1930) не привел рисунков описанного им подвида *maculosus*, и все его описание умещается в несколько строк. Однако из него ясно, что у этого подвида краевые зубцы 4 сегмента мезосомы развиты слабее, чем у типичной формы. Такие особи действительно регулярно и в большом количестве отлавливаются в Малом море (типовое местонахождение подвида). Между тем, в северной части Байкала (к северу от Малого моря вдоль западного берега) встречаются акантогаммарусы, имеющие краевые зубцы 4 сегмента не короче, а то и длиннее, чем у *A. victorii victorii*. Выяснилось, что по крайней мере часть из них относится к новому подвиду *A. lappaceus longispinus* subsp. n. Его морфологические особенности указывают на промежуточное положение этой формы между видами *A. lappaceus* и *A. victorii*.

Наконец, в последние несколько лет в двух местах (Баргузинский залив и внешняя часть Чивыркуйского) была обнаружена еще одна форма – промежуточная между *A. godlewskii* sensu: Dybowsky и *A. lappaceus* sp. n. В частности, 1 коксальная пластинка с вытянутой далеко вперед узкой, но не шиповидной лопастью и вырезанным нижним краем. Этой форме дано название *A. godlewskii gracilispinus* subsp. n.

Ниже приведены диагнозы двух подродов рода *Acanthogammarus*, всех видов и подвидов подрода *Acanthogammarus* (в том числе трех названных новых таксонов и *A. victorii maculosus* – на основе неотипа), а также новый определительный ключ для этого подрода.

Вернемся к роду *Pallasea*. После изъятия *Propachygammarus* в составе этого рода остаются мелководные (литоральные и сублиторальные) виды, характеризующиеся хорошо развитыми глазами и кутикулярным вооружением, многие из которых ведут, очевидно, фитофильный образ жизни, населяя прибрежные заросли водорослей и высшей водной растительности. Питание этих фитофилов скорее всего смешанное; в фекальных частицах *Pallasea brandtii* я наблюдал остатки различных водорослей и мелких ракообразных (водяных осликов, остракод).

При ревизии установлено, что нередко специалистами ошибочно определялся вид *Pallasea kesslerii*. Просмотр типовых экземпляров этого вида позволил убедиться, что в действительности по определительному ключу (Базикалова, 1945) как «*Pallasea kesslerii*» можно определить два совершенно различных вида, один из которых – действительно *P. kesslerii*, а другой оказался новым для науки, описываемым ниже под названием

Pallasea maligna sp. n. Во избежание дальнейшей путаницы дается также иллюстрированное переописание *P. kesslerii*, сделанное по синтипам.

Далее, потребовала разрешения ситуация с омонимией двух названий видовой группы – *P. (Pallasea) cancellus angarensis* Dorogostajsky, 1916 и *P. (Pentagonurus) dybowskii angarensis* Dorogostajsky, 1916. На факт омонимии обратили внимание Дж.Л. и Ч.М. Барнарды (Barnard, Barnard, 1983), однако не ввели нового, замещающего названия. Оба таксона были первоначально описаны в одной и той же работе, оба имели с самого начала равный (подвидовой) ранг. В этих условиях в соответствии с предписаниями Международного кодекса зоологической номенклатуры я пользуюсь правом первого ревизующего и для второго из упомянутых подвидов ввожу замещающее название *P. (Pentagonurus) dybowskii fluminalis* Tachteew, **nom. nov.** (fluminalis – лат. «речной»; подвид обитает только в реке Ангаре).

Видовое название *Pallasea dawydowi* (Sowinsky, 1915) является младшим субъективным синонимом *Pallasea viridis* (Garjajew, 1901). К такому выводу приводит тщательное сопоставление описаний обоих видов. Внутривидовая изменчивость *P. viridis* очень широкая, этот вид даже четко не отграничивается от другого – *P. dybowskii* Stebbing, 1899, по многим признакам (строению базиподитов переоподов, тельсона и др.) совершенно идентичен с ним[1]. *P. dawydowi* была описана В.К. Совинским (1915) в составе рода *Parapallasea* и перенесена в род *Pallasea* А.Я. Базикаловой (1945). В то же время для *P. viridis* В.К. Совинский дал только немецкий диагноз без подробного описания на русском языке (с. 272-273); не приведены им и рисунки; указывается также, что этот вид по материалам Байкальской экспедиции (под руководством А.А. Коротнева) не найден и имелся только в материалах В.П. Гаряева. Можно достаточно уверенно предполагать, что самим В.К. Совинским не был определен ни один экземпляр *P. viridis*, и он повторно описал этот вид под названием *P. dawydowi*. В последующих работах систематиков и гидробиологов последнее название никогда не упоминается, за исключением обсуждавшихся в главе 1 обзорных работ Б.И. Дыбовского (Dybowski, 1924, 1927b,c), в которых он отнес этот вид к роду *Dawydowi* Dyb.. Типовые экземпляры *P. dawydowi* в коллекциях, обработанных В.К. Совинским, отсутствуют.

Помимо этого, по всей видимости, *Pallasea meyerii* (Garj., 1901), описанная В.П. Гаряевым (1901) под названием *Dybowskia meyerii*, является младшим синонимом *Parapallasea lagowskii* (Dybowsky, 1874). В пользу этого вывода говорит описание вооружения *P. meyerii* (прежде всего, наклоненность вперед первых четырех пар боковых зубцов, а следующих

---

[1] В.Ч. Дорогостайский вообще считал *P. dybowskii* прибрежной разновидностью *P. viridis* (см.: Базикалова, 1945, с. 151). В нашем материале из района г. Слюдянки имелся половозрелый самец, совмещающий признаки обоих этих видов; придаточный жгутик у него с едва заметным вторым члеником (у типичных *P. dybowskii* он одночленистый); уроподы 3 устроены по типу *P. viridis*, а уроподы 1 (соотношение длин стержня и внутренней ветви) – как у *P. dybowskii*.

шести пар – назад; наличие боковых килей на сегментах уросомы); малый размер глаз, их цвет (белый) и расположение на переднем углу межантеннальной лопасти; характеристика базиподитов переоподов 5-7 (В.П. Гаряев называл их 1-3 парами ходильных ног) и рисунок базиподита последней пары, совершенно не характерного для рода *Pallasea*, но свойственного именно *Parapallasea lagowskii* (он длинный, с закругленным верхне-задним углом, но сильно суженный в дистальной половине); строение уроподов 3; наличие мелких волосков по всему телу; наконец, указание длины тела – 44 мм.

Против синонимии может быть истолкована фраза «Все шипы боковых рядов снабжены крепкими щетинками», которая, вероятно, является ошибочной (на рисунке общего вида таких щетинок нет), и оперение уроподов 3 только простыми щетинками. Впрочем, возможно, В.П. Гаряев не заметил сидящие среди них перистые щетинки на внутреннем крае наружной ветви. Как отметил В.Ч. Дорогостайский (1922, с. 126), такую же ошибку В.П. Гаряев допустил при описании *Pallasea viridis*. Следует также учесть, что рисунки к работе В.П. Гаряева, выполненные студентами, грешат многочисленными неточностями, а вид *Parapallasea lagowskii* не был ни разу определен В.П. Гаряевым (1901, с. 43) из его сборов. Поэтому есть основания утверждать, что этот вид был им повторно описан под названием *Dybowskia meyerii*. Обратиться к типовым экземплярам не представляется возможным, так как в Казанском университете, где хранится материал В.П. Гаряева, они отсутствуют (личное письмо Р.М. Сабирова).

В.К. Совинский (1915) сначала пишет об отсутствии *Pallasea meyerii* в обработанных им сборах экспедиции А.А. Коротнева (с. 275); затем, в дополнении к книге, он упоминает определенный им один экземпляр из Дагарского устья (с. 360), но не дает никаких замечаний. Последующие авторы ни разу не идентифицировали *P. meyerii*.

На основании всего сказанного, я исключаю *P. meyerii* из рода *Pallasea* и считаю это название младшим субъективным синонимом *Parapallasea lagowskii*.

Таким образом, устанавливается синонимия названий двух видов из прежнего состава рода *Pallasea*, причем один из них вообще исключается из рода.

Теперь рассмотрим вопрос о новом подразделении рода *Pallasea* на подроды. Как ранее указывалось (J.L.Barnard, C.M.Barnard, 1983), введенное А.Я. Базикаловой (1945) подродовое название *Homalogammarus* Bazikalova, 1945 оказалось младшим синонимом названия *Pentagonurus* Sowinsky, 1915. Последнее было введено В.К. Совинским (1915) в качестве родового для единственного вида – *P. dybowskii*. Однако проблема не ограничивается необходимостью замены названия подрода на более старший синоним. В пределах подрода имеется две группы форм, значительно различающихся по строению головы, базиподита переопода 7, уроподов 1 и 2, тельсона и т.д. Первую группу составляет *P. brandtii* с двумя подвидами, вторую – *P. dybowskii* и *P. viridis*. На мой взгляд, эти различия, приведен-

ные ниже в диагнозах, позволяют разделить данный подрод на два – *Homalogammarus* и *Pentagonurus*.

Таким образом, после проведенной ревизии и исключения *Propachygammarus* род *Pallasea* включает 3 подрода: *Pallasea*, *Homalogammarus* и *Pentagonurus*. В составе номинативного подрода 7 видов и 5 подвидов (в том числе один небайкальский вид), в подроде *Homalogammarus* – 1 вид с 2 подвидами и в подроде *Pentagonurus* – 2 вида и 1 подвид (см. приложение).

Отдельно приходится затронуть вопрос о таксономическом статусе и происхождении небайкальского вида *P. quadrispinosa*, представляющего значительный биогеографический интерес и известного в ряде водоемов севера Палеарктики в качестве гляциально-пресноводного реликта.

Что касается Байкала, в литературе иногда ссылаются на единственную якобы находку этого вида, сделанную Б.И. Дыбовским, упомянутым им под названием «*Gammarus kesslerii* var. *europaeus*» (Dybowsky, 1974; Дыбовский, 1975). Действительно, Б.И. Дыбовским эта форма упомянута и даже включена в определительные ключи; при этом приводятся данные о промерах только одного экземпляра (самца), в сравнении с таковыми типичных *P. kesslerii*. Однако Б.И. Дыбовский не указывает для var. *europaeus*, в отличие от всех прочих описываемых им видов, ни частоту, ни глубину находок в Байкале. Внимательное чтение его комментариев дает понять, что в его распоряжении были экземпляры только из Онежского озера, но не из Байкала. На стр. 135 немецкого издания своей монографии Б.И. Дыбовский пишет (перевод мой – *В.Т.*): «У меня имеются 2 экз. так называемого *G. cancelloides* var. *europaeus* Kessler из Онежского озера, которые я получил благодаря любезному посредничеству г-на проф. д-ра Кесслера. После точного сравнения этих экземпляров с байкальскими, я пришел к выводу, что они ближайше родственны *G. kesslerii*, но отличаются от него многими и важными признаками. Я привожу здесь их важнейшие отличительные признаки и сопоставляю промеры экземпляров из Онеги с таковыми соразмерных байкальских, чтобы этим самым сделать возможным сравнение».

В материалах В.К. Совинского в Киеве хранится баночка с надписью «*Pallasea kessleri* v. *europeus* ?», в которой мною обнаружены 3 экз. других видов *Pallasea*. Очевидно, сам В.К. Совинский признал неправильность собственного определения, поскольку в своей монографии (1915, с. 268) указывает, что данная форма ни в материалах В.П. Гаряева, ни Байкальской экспедицией под руководством А.А. Коротнева не найдена.

Несколько лет назад Р. Вяйноля и Р.М. Камалтынов (1995) сообщили, что они «нашли в Северном Байкале новый вид *Pallasea*, сестринский по отношению к *P. quadrispinosa*». Описание этой новой формы в печати пока не появилось.

Итак, в Байкале *P. quadrispinosa* совершенно отсутствует. В Европе этот вид обитает в пресных озерах Скандинавии, севера Германии, Польши и России (Ладожское и Онежское озера), а также в некоторых реках того

же региона и в солоноватоводных участках прилегающих морей (Белое море, Ботнический и Финский заливы Балтийского моря) (Ekman, 1918; Thienemann, 1950). Известны находки этого вида и на севере Сибири: в устьевой части Енисея, из озера Налимьего в его бассейне (Пирожников, 1937), а также из оз. Таймыр (Грезе, 1957) и Хантайское (Вершинин и др., 1967). Очевидно, этот же самый вид был описан с Новой Земли под названием *Pallasea laevis* Ekman, 1923 (Barnard, Barnard, 1983).

Вопрос о происхождении *P. quadrispinosa* и об ее взаимосвязи с байкальскими представителями рода *Pallasea* уже затрагивался в одной из моих недавних публикаций (Тахтеев, 1999а). Имевшиеся гипотезы сводятся к следующему.

1. Этот вид – исходно морского, а именно ледовитоморского происхождения; в Байкал морская предковая *Pallasea* проникла с севера и дала в нем букет эндемичных видов-потомков. Проникновение предполагалось либо пассивным путем (Совинский, 1915, с. 79), либо активным (Верещагин, 1930). Из зарубежных авторов такую гипотезу поддерживали М. Замтер и В. Вельтнер (Samter, Weltner, 1924, цит. по: Верещагин, 1930) и А. Шелленберг (Schellenberg, 1942). По Г.Ю. Верещагину (1930), *P. quadrispinosa* относится к числу бореальных иммигрантов в фауну Байкала, представляющим в ней часть «морского элемента» и достигшим озера в результате активной миграции против течения рек. Однако ни тогда, ни позднее представители *Pallasea* не были обнаружены в океанических водах с нормальной морской соленостью. Г.Ю. Верещагин и А. Шелленберг полагали, что этот род был некогда распространен в морях, но впоследствии исходная морская форма вымерла. Аргументом А. Шелленберга было, в частности, то, что *P. quadrispinosa* была известна только из водоемов Северной Европы, но не Сибири. В дальнейшем этот аргумент отпал, т.к. вид был обнаружен и на севере Сибири (см. выше). Г.Ю. Верещагин в своей последующей работе о происхождении фауны Байкала (Верещагин, 1940) сам исключил возможность активной миграции вверх по течению для беспозвоночных и допускал проникновение с севера подобным путем только для позвоночных (рыб и нерпы). Можно добавить, что предковый для байкальских форм вид *Pallasea* не мог прийти в Байкал во время океанических трансгрессий межледниковья, как это полагал Г.Ю. Верещагин (1930), по той причине, что Ангаро-Енисейский сток из озера (сначала через долины рек Быстрой и Иркута, а затем через современную ангарскую прорезь) «работает» уже около 700 тысяч лет («Палеолимнологические…», 1989), и населен он байкальскими видами *Pallasea*, а не *P. quadrispinosa*. Таким образом, эволюционный стаж рода *Pallasea* в самом Байкале насчитывает не менее 1 миллиона лет. Ценным в упомянутой «морской» гипотезе, несмотря на ее очевидную бездоказательность, мне представляется сама возможность допущения того, что байкальская фауна амфипод имеет различные

корни (немонофилетическое происхождение)[2].

2. Более популярной и даже преобладающей стала противоположная точка зрения о том, что *P. quadrispinosa* является не морским, а гляциально-пресноводным реликтом. Она ведет свое начало из Байкала или третичных водоемов, ему предшествовавших (Ekman, 1918; Пирожников, 1937; Segerstråle, 1957, 1982; Камалтынов, 1997 и др.). В пользу такого взгляда говорит факт наличия в Ангаре и Енисее байкальских видов *Pallasea*, расселившихся из озера вниз по течению этих великих сибирских рек (Базикалова, 1945). Несколько видов байкальского комплекса амфипод достигли устья Енисея, но оказались неспособны к освоению океанических вод. П.Л. Пирожниковым (1937) в распресненной Енисейской губе отмечена "*Pallasea kessleri* (Dyb.) var. nov." – несомненный выходец из Байкала.

Кроме того, в пользу этой гипотезы свидетельствуют реконструкции распространения плейстоценовых ледниковых щитов и возникавших благодаря им ледниково-подпрудных (прогляциальных) озер. Представления о значении таких озер как путей для расселения «ледниковых реликтов» обоснованы С. Экманом (Ekman, 1918) и А. Тинеманом (Thienemann, 1950). В дальнейшем палеогеографические реконструкции прогляциальных озер проведены М.Г. Гросвальдом (Гросвальд, 1983, 1994). Ориентировка стока воды в таких озерах, по данным этого автора, неоднократно менялась с субмеридиональной на широтную и наоборот. Благодаря этому *Pallasea*, населяющие холодные, олиготрофные и достаточно глубокие озера, достигли европейской части континента, где ныне обитают в качестве «ледникового реликта».

Следует заметить, что мнения палеогеографов относительно ледникового периода в Сибири неоднозначны. Ю.П. Пармузин (1975а,б) отрицал существование покровного оледенения Восточной Сибири на основании собственных исследований плато Путорана. Он считал многие «ледниковые» формы рельефа на этом плато проявлениями «геологической конвергенции», а резко континентальный климат Сибири с небольшим количеством осадков – несовместимым с возможностью сплошного покровного оледенения. Представления о развитии мощного покровного оледенения севера Сибири в позднем плейстоцене и о наличии около 18-20 тыс. лет назад обширного Карского ледникового щита, подпруживавшего Енисей, также встретили аргументированные возражения на основании более поздних исследований арктических районов (Величко и др., 1988; Данилов, 1988); в частности, утверждается, что на плато Путорана действительно имело место лишь горно-долинное, но не покровное оледенение. Вместе с тем, эти же авторы отмечают непрерывное накопление на Таймыре и в других районах вдоль ледовитоморского побережья в течение нескольких последних десятков тысяч лет *озерных отложений* и палеонтологических

[2] Всех прочих байкальских амфипод, кроме *Pallasea* и *Boeckaxelia*, Г.Ю. Верещагин (1930) считал юрскими морскими псевдореликтами, проникшими в Байкал пассивно путем сливания вод из реликтовых водоемов – остатков юрского моря в Северной Монголии.

остатков, говорящих о существовании растительного покрова. Таким образом, расселение *Pallasea* в западном направлении могло свершаться либо по системе крупных ледниково-подпрудных озер во время более ранних оледенений, нежели последнее (сартанское); либо это расселение происходило *без решающего участия ледников* по холодноводным озерным водоемам Северосибирской низменности. Последний вариант представляется даже более вероятным, поскольку он может объяснить находку *Pallasea* на Новой Земле; туда она могла попасть в периоды регрессии моря. Так, крупная предголоценовая регрессия моря с его уровнем не менее 38 м ниже современного датируется промежутком времени от 16-18 до 8-9 тысяч лет назад (Данилов, 1988).

Весьма примечательно, что подобные представления об экспансии *P. quadrispinosa* согласуются с картиной расселения водяных осликов (Asellidae), обрисованной Я.А. Бирштейном (1951). Центром их возникновения и распространения он считал Восточную Сибирь, а обычный европейский вид *Asellus aquaticus* (Linne) – недавним северо-восточным пришельцем в Европу. По мнению этого автора, сибирские виды водяных осликов – *Asellus epimeralis* из озера Баунт (Байкальская горная страна) и *A. latifrons* из бассейна Оби и Иртыша – являются остатками широкораспространенной в Сибири в доледниковое время фауны азеллид, ведущей начало от форм, близких к байкальским осликам подрода *Mesoasellus*.

Что касается таксономического статуса *P. quadrispinosa*, то здесь возникло разногласие во мнениях из-за того, что Дж.Л. и Ч.М. Барнарды (Barnard, Barnard, 1983) сочли целесообразным выделить этот вид в отдельный монотипический род *Pallasiola*. Авторитет Дж. Барнарда, всемирно известного карцинолога, способствовал тому, что многие специалисты быстро согласились с этой инновацией. Как *Pallasiola* данный вид вошел и в последний «Определитель пресноводных беспозвоночных России…» (1995). Насколько обосновано такое выделение?

Сначала обратимся к формальной стороне вопроса и отметим, что родовое название *Pallasiola* является **nomen praeoccupatum**. Это же название было установлено Г.Г. Якобсоном для одного из родов жуков-листоедов (Chrysomelidae, Coleoptera, Insecta) – *Pallasiola* Jacobs., 1925 (см.: Оглоблин, 1936, с. 55-56). Следовательно, в отношении амфипод название *Pallasiola* является младшим омонимом и не должно употребляться.

Теперь о том, действительно ли отличия *P. quadrispinosa* от других *Pallasea* настолько существены, что достигают родового уровня, и имеет ли смысл вводить вместо *Pallasiola* новое, замещающее название?

Первоначально этот вид был описан под названием *Pallasea cancelloides* var. *quadrispinosa* G.O.Sars, 1867. Этим самым автор вида – Г.О. Сарс – подчеркивал его тесное родство с байкальской формой. Б.И. Дыбовский (Dybowsky, 1874), как уже отмечалось, упоминал обсуждаемый вид под названием *Gammarus kesslerii* var. *europaeus* Kessler, т. е. тоже считал его лишь вариацией одного из байкальских видов *Pallasea*. А.Я. Базикалова (1945) также признавала *P. quadrispinosa* наиболее близкой к *P. kesslerii*, а

С.Г. Сегерстроле даже прямо говорит о происхождении *P. quadrispinosa* от «почти идентичного» вида *P. kesslerii* (Segerstråle, 1982, с. 306).

Д.Н. Талиев (1940), занимавшийся анализом родственных связей байкальской фауны с помощью метода серологического анализа, пришел к выводу, что «отнесение *P. quadrispinosa* … к одному роду с байкальскими видами на основании морфологических признаков находит себе полное подтверждение в серологических результатах» (с. 307).

Противоречивую позицию по вопросу о статусе *P. quadrispinosa* занял Р.М. Камалтынов. В одних его публикациях (Вяйноля, Камалтынов, 1995; Väinölä et al., 2000) сказано, что «исследования аллоферментов поддерживают положение *P. quadrispinosa* как хорошего представителя байкальского рода *Pallasea*», и отмечается находка в Байкале сестринского по отношению к нему вида. В то же время в других печатных работах этого автора (в одном случае даже в том же сборнике) (Камалтынов, 1995, 1997, 1998; Kamaltynov, 1999b) вновь фигурирует род *Pallasiola*; каких-либо пояснений на сей счет автор не дает.

Как основания для выделения *P. quadrispinosa* в самостоятельный род Дж.Л. и Ч.М. Барнарды отмечают следующие ее отличия от байкальских палласей: отсутствие хорошо выраженного срединного ряда возвышений; существенная (?! – *В.Т.*) редукция придаточного жгутика (до 2 члеников); утрата большей части шипов на пальмах гнатоподов (Barnard, Barnard, 1983, с. 121, 481).

Для проверки таксономического статуса *P. quadrispinosa* мною просмотрены материалы, собранные в Швеции, Норвегии и Германии (в том числе самим автором вида – Г.О. Сарсом) и хранящиеся в Зоологическом институте и Зоологическом музее Гамбургского университета (коллекционные номера 26010, 21581, 22696, 24958), а также материал из скандинавского водоема Kellonlähde, любезно предоставленный О.А. Тимошкиным.

В результате установлено, что все упомянутые немногие основания, послужившие для придания *P. quadrispinosa* статуса рода, совершенно несостоятельны. Срединный ряд возвышений у этого вида обычно действительно заметен очень слабо, но он не исчезает совсем и выражен не слабее, чем, к примеру, у *Pallasea baikali*. Шипов на пальмарных краях гнатоподов у нее не меньше, чем у соразмерных по длине тела экземпляров *Pallasea cancelloides* (у самцов – 6 шипов на первой паре и 4 на второй). У самок вида *P. baikali* шипов на пальмах даже меньше, чем у самцов *P. quadrispinosa*. Тем более никакого значения не имеет двучленистость придаточного жгутика: у взрослых особей вида *P. viridis* регулярно встречается эта особенность, а у *P. dybowskii* придаточный жгутик вообще одночленистый.

P. quadrispinosa безусловно принадлежит к роду *Pallasea*. Сравнение ее с типовыми экземплярами других видов этого рода показало, что она наиболее близка к *P. grubii* и *P. kesslerii*, совмещает в себе морфологические черты той и другой. Отличается от обоих названных видов прежде всего отсутствием боковых зубцов на 5-7 сегментах мезосомы, которые

заменяются вздутиями, и тем, что поверхность головы сверху практически не скульптурирована (отсутствуют бугорочки, понижения и т.п.).

В то же время внутривидовая изменчивость *P. quadrispinosa* настолько значительна, что будет неудивительно, если в дальнейшем этот вид подразделят на ряд подвидов или даже самостоятельных видов. Так, очень значительно варьирует степень развития кутикулярного вооружения тела; краевые ряды изменяются от хорошо развитых, приостренных зубцов (даже более острых, чем у *P. kesslerii* и *P. grubii*) до простых вздутий; то же касается и зубца на боковой стороне головы; боковые зубцы на 1-2 сегментах метасомы то развиты очень сильно, заострены, превышают по длине аналогичные зубцы у *P. kesslerii* и *P. grubii*, то становятся очень короткими, на 2 сегменте метасомы редуцируясь даже до бугров. Изменчив дорсальный профиль головы; он то слабо, но равномерно выпуклый, то почти прямой, включая рострум, но имеет небольшой перегиб в задней трети. Антеннальный конус в одних случаях почти прямой, направленный вниз; в других он заметно отогнут кнаружи и направлен вперед и вниз. Разница длин ветвей в уроподах 3 варьирует от 2 до 3 раз, на наружной стороне наружной ветви могут сидеть только простые щетинки, либо наряду с ними присутствуют перистые (единично или в значительном количестве). Длина тельсона примерно равна ширине (в этом *P. quadrispinosa* наиболее близка к *P. kesslerii*), но при этом тельсон имеет широкую выемку, занимающую от 1/3 до 1/2 его длины. Варьирует и длина тела взрослых особей.

Однако вопрос о таксономическом подразделении вида *P. quadrispinosa* выходит за рамки нашей работы.

Итак, после проведенной ревизии в составе рода *Pallasea* – 3 подрода, 10 видов и 8 подвидов (в том числе 2 подвида, эндемичных для Ангары, и 1 вид – *P. quadrispinosa* - полностью отсутствует в Байкальском регионе); в роде *Acanthogammarus* – 2 подрода, 10 видов и 6 подвидов, в роде *Propachygammarus* – 4 вида и в роде *Burchania* – 1 вид.

Род *Pallasea* Bate, 1862

Типовой вид – *Oniscus cancellus* Pallas, 1767, по первоначальной монотипии; впервые указан в качестве типового вида Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924). Последующая фиксация А.Я. Базикаловой (1945) *Pallasea cancelloides* var. *quadrispinosa* Sars, 1867 в качестве типа рода является недействительной (Barnard, Barnard, 1983; Камалтынов, 1992).

ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений в виде слабых бугорков или килей; боковые и краевые ряды (иногда только краевые) развиты сильнее срединного, в виде острых зубцов или хорошо выраженных килей. Глаза темные, сильно выпуклые, округлой, овальной или яйцевидной формы. Рострум короткий. Антенны 1 значительно короче тела, длиннее антенн 2. Жгут антенны 2 короче стержня. Коксы 1-3 удлиненные, языковидные. Базиподит переопода 7 шире, чем 5 и 6, крыловидный край выражен на всем его протяжении. Эпимеральные пластинки с закругленными углами. В

уроподах 1 и 2 ветви заметно короче стержней, ветви 2 пары не достигают конца ветвей 1 пары. Уроподы 3 хорошо развиты, на их ветвях всегда имеются перистые щетинки.

Подрод *Pallasea* s. str.

ДИАГНОЗ. Вооружение тела хотя бы на части сегментов представлено тонкими в сечении или приостренными зубцами. Срединный ряд в виде слабых одиночных бугорков или килей. Дорсальный профиль головы прямой или умеренно выпуклый, боковая поверхность в нижне-задней части с хорошо заметным зубцом или бугром. Базальный членик антенны 1 не короче головы. Базиподит переопода 7 умеренно широкий, крыловидный край в нижней части плавно сужен или закруглен, иногда заканчивается перепендикулярно оси членика, но не образует свисающей вниз лопасти. Ветви уроподов 1 и 2 без щетинок. Тельсон с широкой, но неглубокой выемкой, рассекающей его не далее середины.

Подрод *Pentagonurus* Sowinsky, 1915

Типовой вид – *Pallasea dybowskii* Stebbing, 1899 (=*Gammarus asper* Dybowsky, 1874, nomen praeoccupatum), по первоначальной монотипии; впервые указан в качестве типового Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924).

ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений в виде слабых двойных бугорков; боковые и краевые ряды в виде тупых, очень широких в основании зубцов или отчетливых вздутий. Голова умеренно или сильно выпуклая, ее боковая поверхность в нижней части с широким килевидным выростом или обширным вздутием. Базиподит переопода 7 овальный, с очень широким крыловидным краем, образующим спускающуюся вниз, плавно закругленную лопасть. Ветви уроподов 1 и 2 без щетинок, только с апикальными шипами. Задний край тельсона почти прямой или с широкой, но неглубокой выемкой, не превышающей треть его длины.

Подрод *Homalogammarus* Bazikalova, 1945

Типовой вид – *Gammarus brandtii* Dybowsky, 1874; обозначен: J.L.Barnard, C.M.Barnard, 1983.

ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений в виде слабых двойных бугорков, боковые и краевые – в виде коротких тупых зубцов или килей. Дорсальная поверхность головы сильно выпуклая, боковая поверхность с очень обширным, бесформенным вздутием в нижней части. Базальный членик антенны 1 короче головы. Базиподит переопода 7 овальный, с очень широким крыловидным краем, который в нижней части плавно закруглен и не образует спускающейся вниз лопасти. Ветви уроподов 1 и 2 с шипами и простыми щетинками. Тельсон удлиненный, его длина значительно превышает ширину; рассечен до половины или более; выемка узкая, щелевидная.

Ключ для определения видов и подвидов рода *Pallasea*

1 (6) Ветви уроподов 1 и 2 с довольно многочисленными щетинками и шипами по краям. Тельсон рассечен не менее чем на 1/2, выемка щелевидная.

2 (3) Боковые ряды возвышений представлены вздутиями . . . . *P. (Homalogammarus) brandtii flaviceps* Dor.

3 (2) Боковые ряды возвышений представлены зубцами.

4 (5) Тельсон рассечен до половины. Зубцы боковых рядов короткие и тупые на всех сегментах тела. Ветви уроподов 3 широкие . . . . *P. (Homalogammarus) brandtii brandtii* (Dyb.)

5 (4) Тельсон рассечен почти до основания. Зубцы боковых рядов на 5-7 сегментах мезосомы и 1-2 сегментах метасомы острые, удлиненные, изогнутые. Ветви уроподов 3 узкие . . . . *P. (Homalogammarus) brandtii tenera* Sow.

6 (1) Ветви уроподов 1 и 2 без щетинок, редко с 1-2 короткими щетинками по краям. Тельсон рассечен менее чем на 1/2, выемка широкая, иногда выражена очень слабо.

7 (12) Наружная ветвь уроподов 3 длиннее внутренней не менее чем в 2 раза.

8 (11) Боковые ряды возвышений на 7 сегменте мезосомы в виде зубцов.

9 (10) Боковые ряды на 4-5 сегментах мезосомы в виде зубцов . . . . *P. (Pallasea) grubii grubii* (Dyb.)

10 (9) Боковые ряды на 4-5 сегментах мезосомы в виде бугорков . . . . *P. (Pallasea) grubii arenicola* Dor.

11 (8) Боковые ряды возвышений на 7 сегменте мезосомы в виде вздутий, либо не выражены. В Байкале не встречается . . . . *P. (Pallasea) quadrispinosa* Sars

12 (7) Наружная ветвь уроподов 3 длиннее внутренней менее чем в 2 раза или равной с ней длины.

13 (17) Зубцы боковых рядов возвышений на 5 сегменте мезосомы помещаются выше соседних и развиты сильнее. Краевые ряды представлены слабыми килями.

14 (15, 16) Боковые зубцы 5 сегмента мезосомы лишь немного длиннее таковых на соседних сегментах, слабо изогнуты, располагаются ниже уровня срединной линии спины . . . . . *P. (Pallasea) cancellus angarensis* Dor.

15 (14, 16) Боковые зубцы 5 сегмента мезосомы развиты сильнее, загнуты крючком, вершинной частью достигают срединной линии спины или немного возвышаются над нею (рис. 1) . . . . *P. (Pallasea) cancellus cancellus* (Pallas)

16 (14, 15) Боковые зубцы 5 сегмента мезосомы очень длинные, сильно загнутые на конце, возвышаются значительно выше срединной линии спины . . . . *P. (Pallasea) cancellus gerstfeldtii* (Dyb.)

17 (13) Зубцы боковых рядов располагаются на всех сегментах мезосомы на одном уровне, либо отсутствуют.

18 (22) Боковые ряды возвышений отсутствуют на всех сегментах тела.

19 (20, 21) Антенны 1 равны половине длины тела . . . . *P. (Pallasea) baikali baikali* Stebb.

20 (19, 21) Антенны 1 меньше половины длины тела . . . . *P. (Pallasea) baikali inermis* Sow.

21 (19, 20) Антенны 1 больше половины длины тела . . . . *P. (Pallasea) baikali nigromaculata* Dor.

22 (18) Боковые ряды возвышений имеются хотя бы на части сегментов тела.

23 (26) Боковая поверхность головы с приостренным зубцом.

24 (25) Боковые зубцы имеются только на метасоме, направлены назад и лишь слегка в стороны. Краевые ряды в виде хорошо развитых зубцов на 1-5 сегментах мезосомы (рис. 2) . . . . *P. (Pallasea) kesslerii* (Dyb.)

25 (24) Боковые зубцы развиты на мезо- и метасоме, направлены назад и значительно в стороны. Краевые ряды в виде хорошо развитых зубцов на всех семи сегментах мезосомы . . . *P. (Pallasea) cancelloides* (Gerstf.)

26 (23) Боковая поверхность головы с тупым зубцом или бугром.

27 (28) Боковые ряды на 1 сегменте метасомы в виде очень длинных и острых, направленных назад зубцов, простирающихся до середины 2-го сегмента или далее, значительно превышающих длину зубцов 2-го сегмента (рис. 5) . . . . *P. (Pallasea) maligna* sp. n.

28 (27) Боковые ряды на 1 сегменте метасомы в виде коротких зубцов или бугров, развитых примерно одинаково с таковыми 2-го сегмента.

29 (32) Придаточный жгутик одночленистый. Тельсон почти шестиугольный, его длина примерно равна ширине.

30 (31) Краевые ряды возвышений в виде тупых, широких зубцов . . . . *P. (Pentagonurus) dybowskii dybowskii* Stebb.

31 (30) Краевые ряды возвышений в виде бугорковидных вздутий. Известен только из р. Ангары . . . . *P. (Pentagonurus) dybowskii fluminalis* nom. nov.

32 (29) Придаточный жгутик из 2-3 члеников. Тельсон очень короткий, его длина заметно меньше ширины . . . *P. (Pentagonurus) viridis* (Garj.)

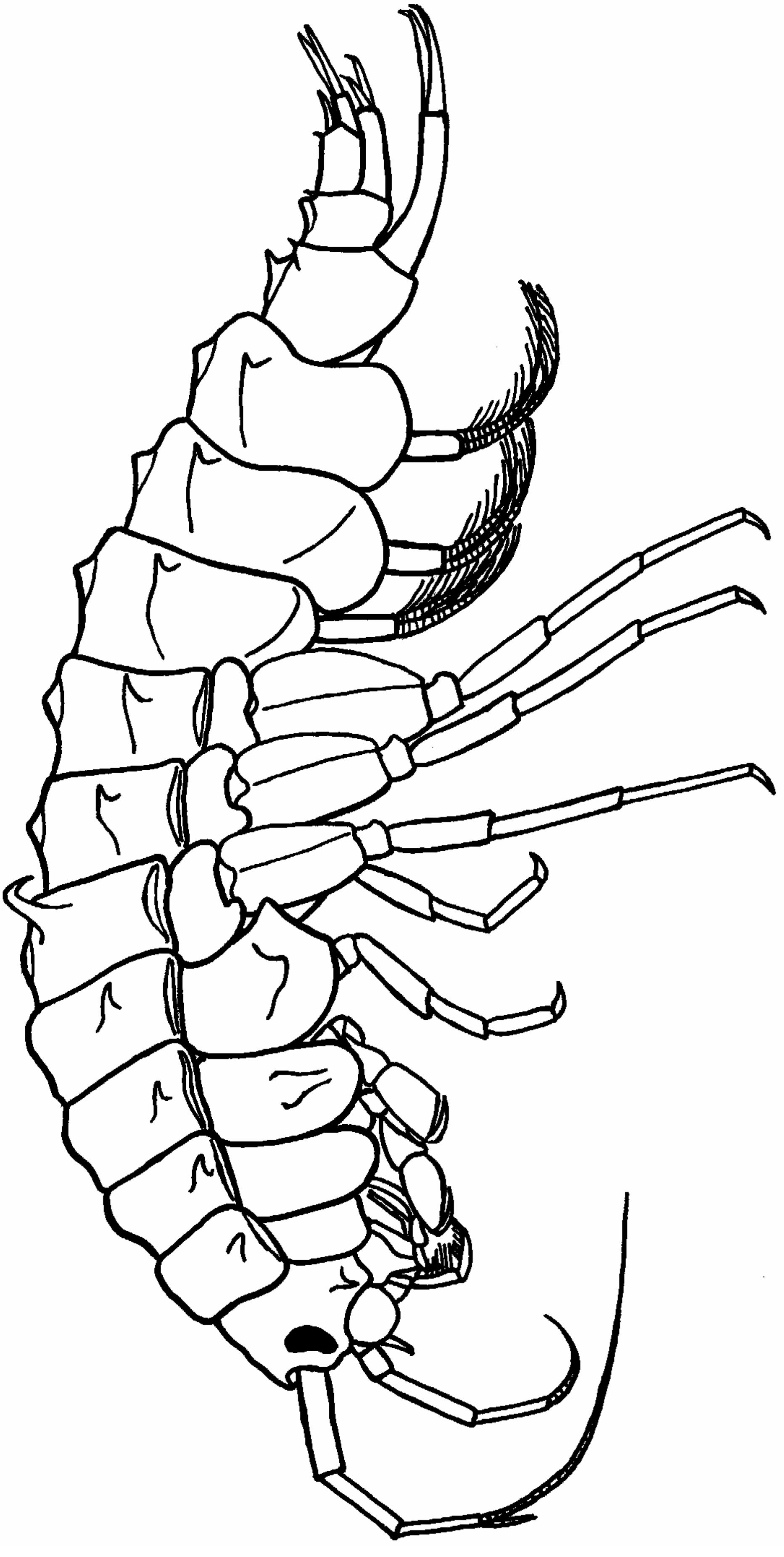


Рис. 1. *Pallasea cancellus*, экземпляр длиной 40 мм.

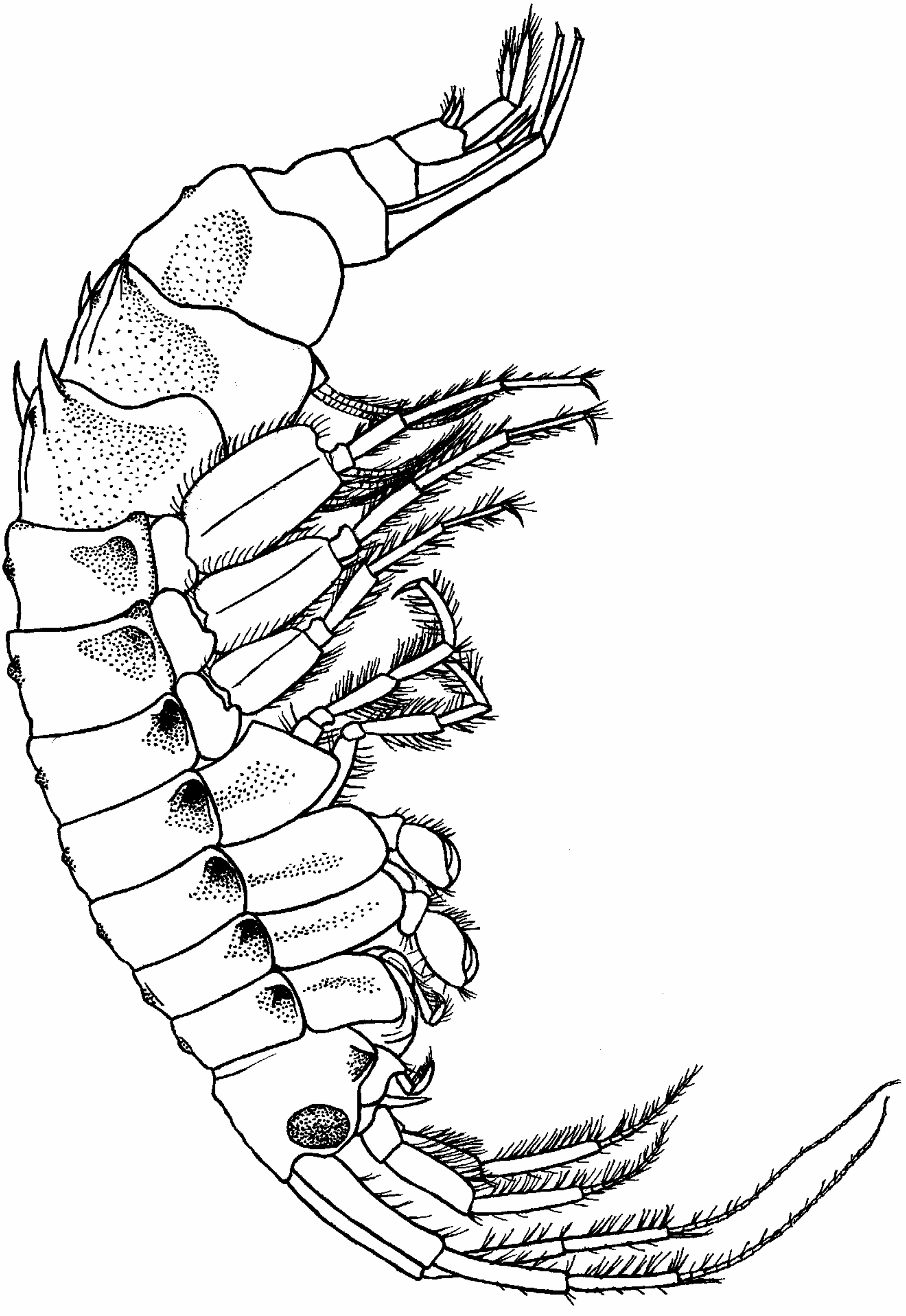


Рис. 2. *Pallasea kesslerii*

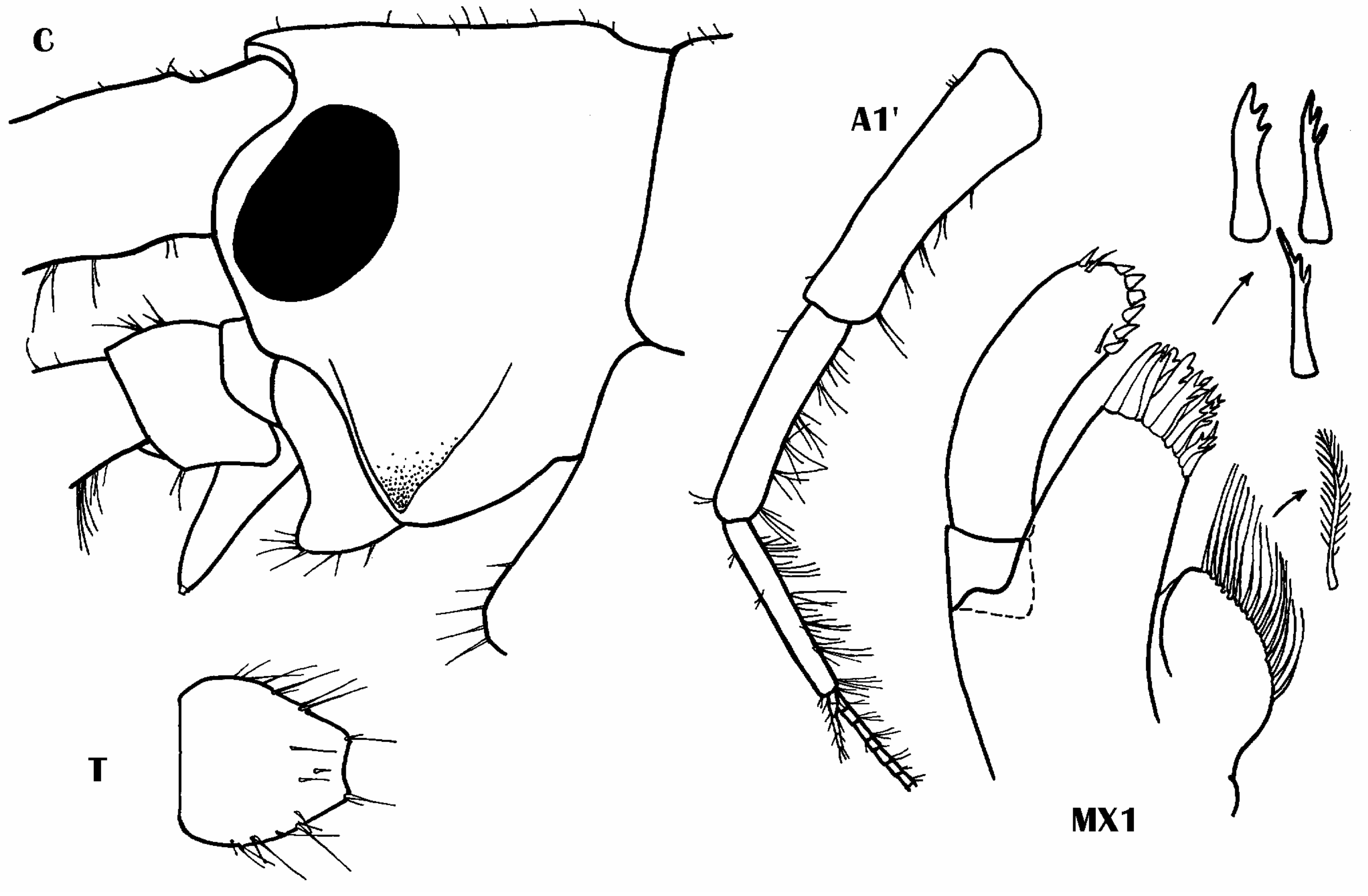


Рис. 3. *Pallasea kesslerii*

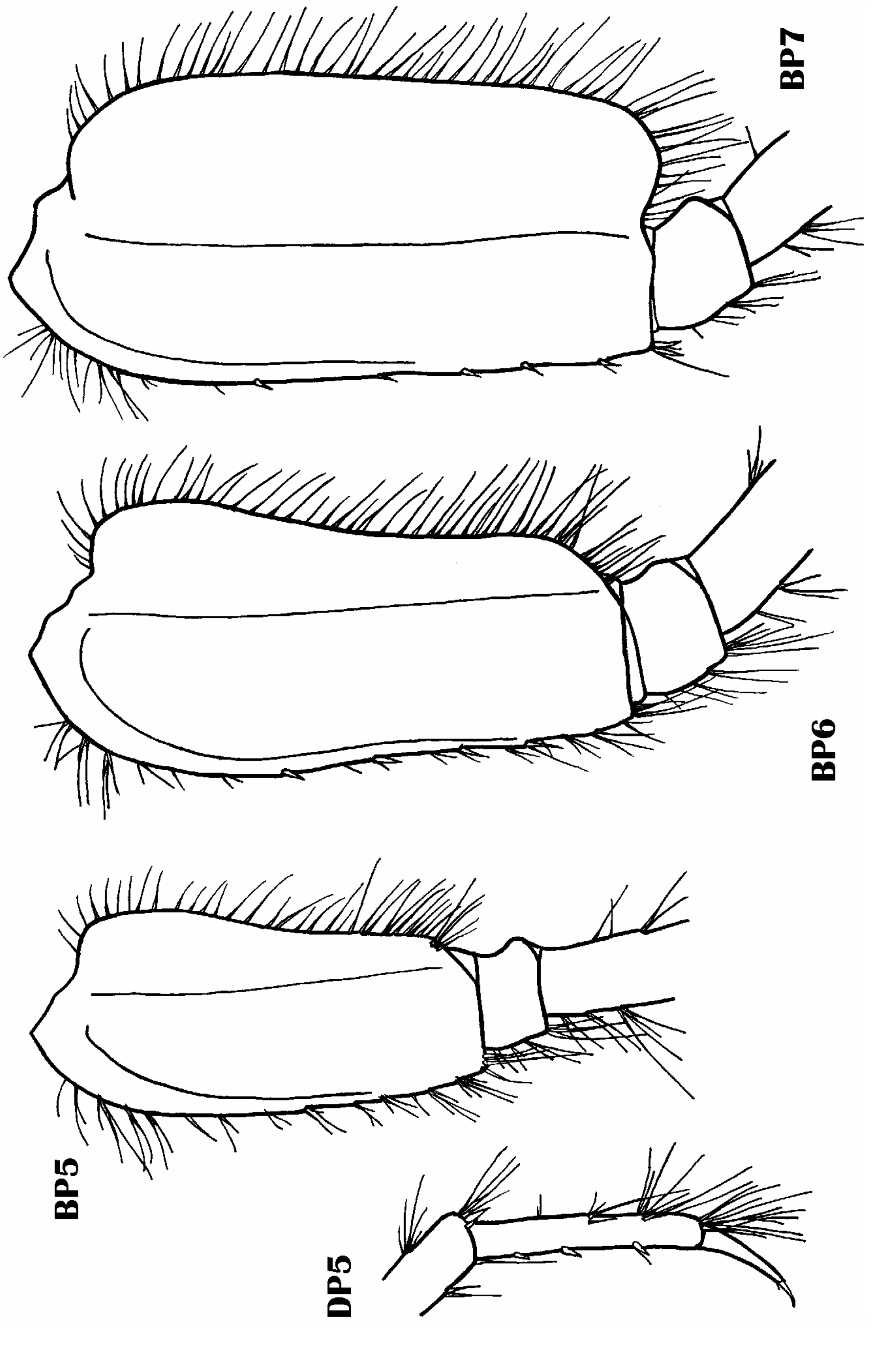


Рис. 4. *Pallasea kesslerii*

***Pallasea (Pallasea) kesslerii* (Dybowsky, 1874)**
Рис. 2-4

Gammarus kesslerii. Dybowsky, 1874, S. 39, 133-135; Taf. 1, Fig. 7.

Pallasea kesslerii. Stebbing, 1899, p. 422. Stebbing, 1906, S. 378.

Dybowskia kesslerii. Гаряев, 1901, с. 39.

Pallasea kessleri. Совинский, 1915, с. 264-265, рис. 259-262. Дорогостайский, 1922, с. 122.

Cancelloido (Kesslerinus) kessleri. Dybowski, 1927b, S. 685. Dybowski, 1927c, S. 67-68.

Pallasea (Pallasea) kessleri. Базикалова, 1945, с. 142-143. Barnard, Barnard, 1983, p. 480, fig. 29D.

РАСШИРЕННЫЙ ДИАГНОЗ (по синтипам). Тело покрыто короткими волосками, более густыми на последних сегментах. Срединный ряд возвышений в виде слабых, но отчетливо заметных бугорков, сидящих на мезосоме (с 1-4 сегмента) и метасоме. Боковые ряды в виде вздутий на всех сегментах мезосомы; на 1 и 2 сегментах метасомы – в виде длинных, острых, изогнутых зубцов, направленных строго назад или лишь чуть-чуть раздвинутых в стороны; зубцы 1 сегмента длиннее зубцов на 2 сегменте в 1,5-2 раза; на 3 сегменте метасомы – слабые боковые вздутия, сливающиеся с обширными краевыми. Краевые ряды на 1-5 сегментах мезосомы в виде хорошо развитых зубцов, широких в основании, приостренных к вершине; на 6-7 сегментах развиты значительно слабее, представлены широкими низкими буграми; на сегментах метасомы – обширными вздутиями.

Голова с прямой, более или менее бугристой дорсальной поверхностью и коротким треугольным рострумом, не превышающим по длине межантеннальные лопасти; на боковой поверхности головы хорошо развитый, острый, треугольный зубец, направленный вниз и в сторону. Глаза яйцевидные, темные, очень сильно выпуклые.

В главном жгуте антенны 1 до 33 члеников, в придаточном 2-4. В антенне 2 антеннальный конус длиннее 3 членика стержня, слабо изогнутый, направлен вперед и вниз и при этом немного отогнут в сторону; базальный членик спереди значительно вдавлен.

Концевой членик пальпуса мандибулы узко-ланцетовидный, щетка из коротких щетинок, занимает половину длины членика или несколько более. В максилле 1 пальпус широкий, равен по ширине наружной пластинке; на внутренней пластинке 16 перистых щетинок.

Коксальные пластинки длинные и узкие, 1 пара с умеренно вырезанным передним краем. Когти переоподов длинные, слегка изогнутые, заостренные, в 3 и 4 парах длиннее 1/2 длины проподита. Базиподиты переоподов 5 и 6 книзу постепенно суживаются, их задний край очень слабо вырезанный, с длинными густыми щетинками; базиподит 7 пары одинаковой ширины на всем протяжении, в нижней части образует недлинную, но широкую округленную лопасть.

В уроподах 1 и 2 стержни вдвое длиннее ветвей, несут с наружной стороны редкие пучки коротких простых щетинок; ветви голые, равной длины между собой; концы ветвей 2 пары достигают конца стержней 1 па-

ры. В уроподах 3 второй членик наружной ветви редуцирован, внутренняя на 1/3-1/6 короче наружной; обе несут перистые щетинки по внутренним краям и перистые вместе с простыми (иногда только простые) – по наружным. Тельсон цельный, с очень слабой выемкой, дистально более или менее сужен, длина равна максимальной ширине.

Длина тела до 33 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: весь Байкал, глубина 1-100 м, грунт – песок, ил с корочкой, камни. Отмечен в Ангаре и Енисее вплоть до дельты и Енисейской губы (Гурьянова, 1929; Пирожников, 1937; Базикалова, 1945).

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Синтипы (5 экз.: 2♀♀, 3♂♂, № 21604) хранятся в Зоологическом институте и Зоологическом музее Гамбургского университета (Andres, Lott, 1977). Там же, под названием *Gammarus maculatus* Dybowsky (nomen nudum) сохраняется 1 экз. *P. kesslerii* (♂, № 21664), маркированный как тип.

Pallasea (Pallasea) maligna **Tachteew, sp. n.**
Рис. 5-7

ОПИСАНИЕ. Сегменты тела с редкими короткими волосками, несколько более густыми на уросоме. Срединный ряд возвышений почти не выражен, представлен очень слабыми бугорками или вздутиями, часто на первых сегментах мезосомы практически незаметными. Боковые ряды на первых сегментах мезосомы представлены возрастающими по величине вздутиями, на 5 или 6 сегментах переходят в тупые короткие зубцы, которые на 7 сегменте становятся несколько длиннее; на 1 сегменте метасомы боковые зубцы длинные, тонкие, острые, слегка изогнутые дорсовентрально, направлены строго назад, простираются до 1/2-2/3 длины 2-го сегмента, на котором боковые зубцы также острые, направленные назад, но значительно (в несколько раз) короче таковых на 1-м сегменте, лишь немного выдаются за задний край сегмента; на 3 сегменте метасомы зубцы отсутствуют. Краевые ряды на сегментах мезосомы в виде тупых, скошенных спереди, реже конических зубцов (на 6-7 сегментах более коротких, чем на предыдущих); на сегментах метасомы – в виде очень обширных вздутий.

Голова с прямой или слегка выпуклой в задней части, чуть неровной дорсальной поверхностью и коротким, низким, треугольным рострумом; межантеннальные лопасти широкие, спереди срезанные; нижняя часть боковой поверхности головы с хорошо развитым, тупым, округленным на вершине каплевидным выростом, направленным вниз и отчасти в сторону. Глаза темные, сильно выпуклые, неправильно-яйцевидные; их передний край прямой, задний выпуклый.

Антенны 1 равны примерно половине длины тела и менее чем вдвое длиннее антенн 2. Базальный членик стержня антенны 1 заметно длиннее головы, изогнут дорсовентрально; 2 членик на ¼ короче базального, 3 немного короче 2; жгут короче стержня, включает до 23 члеников; придаточный жгутик двучленистый. В антеннах 2 базальный (вздутый) членик спереди вдавлен; антеннальный конус длиннее 3 членика стержня, заметно

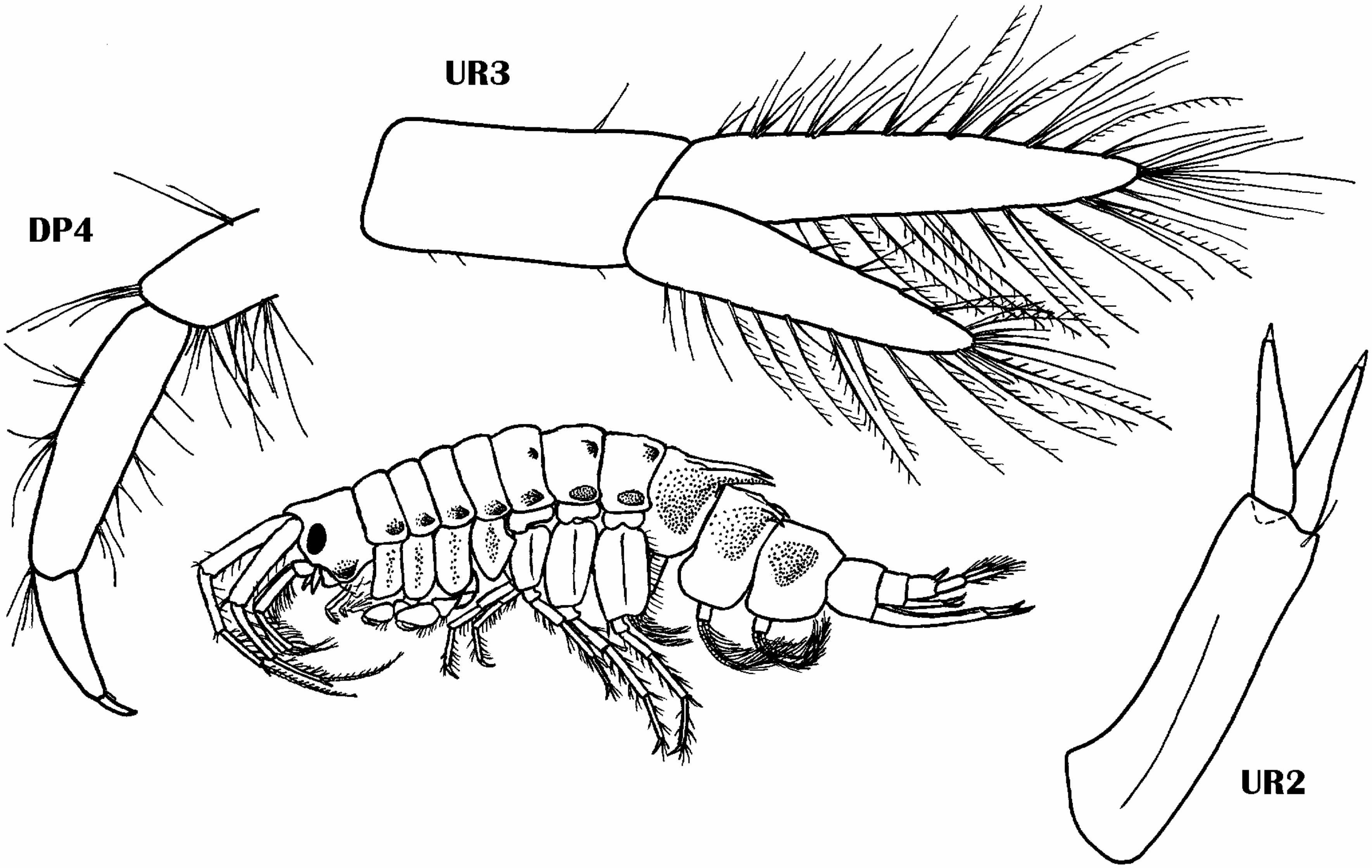


Рис. 5. *Pallasea maligna* sp. n.

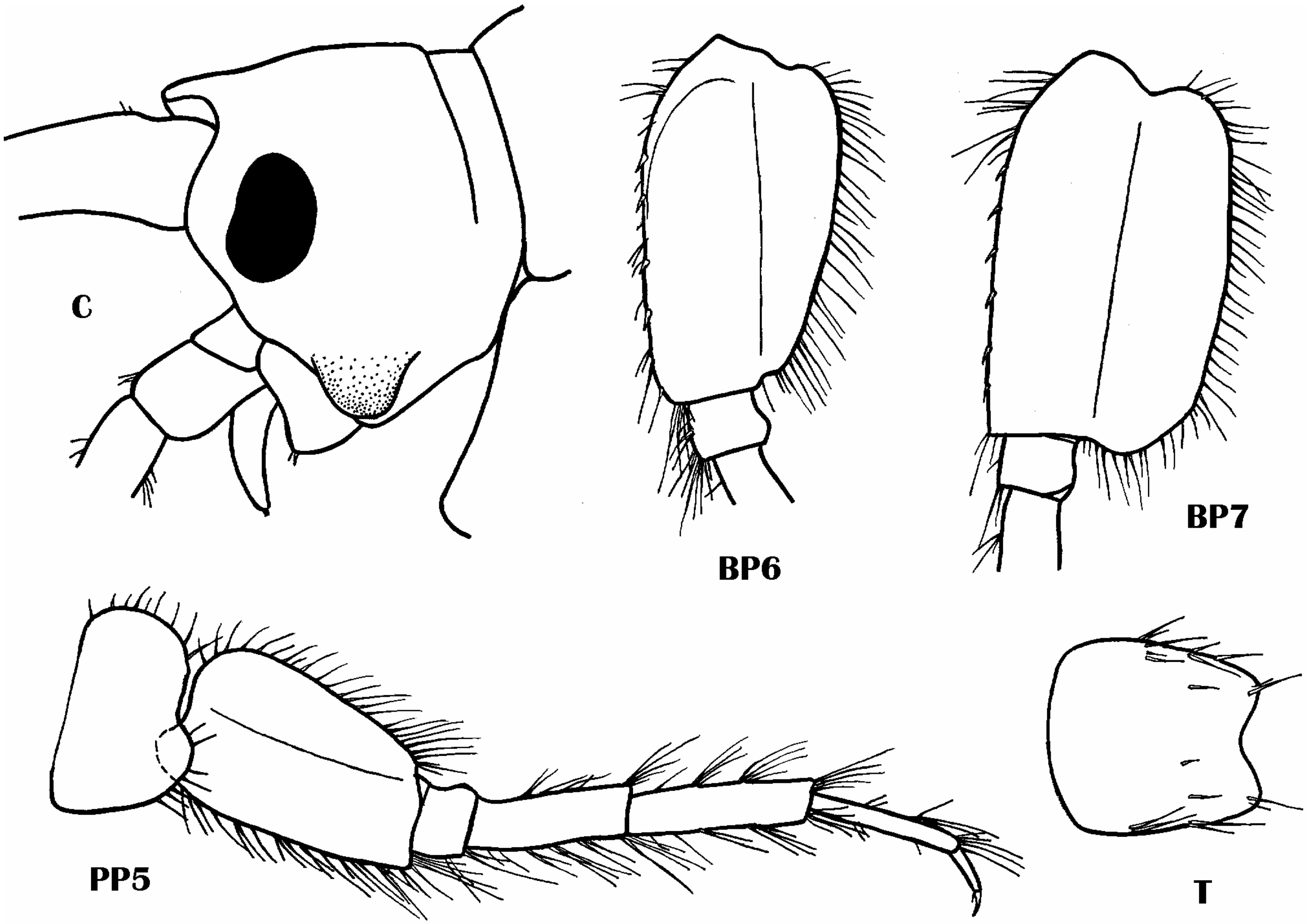


Рис. 6. *Pallasea maligna* sp. n.

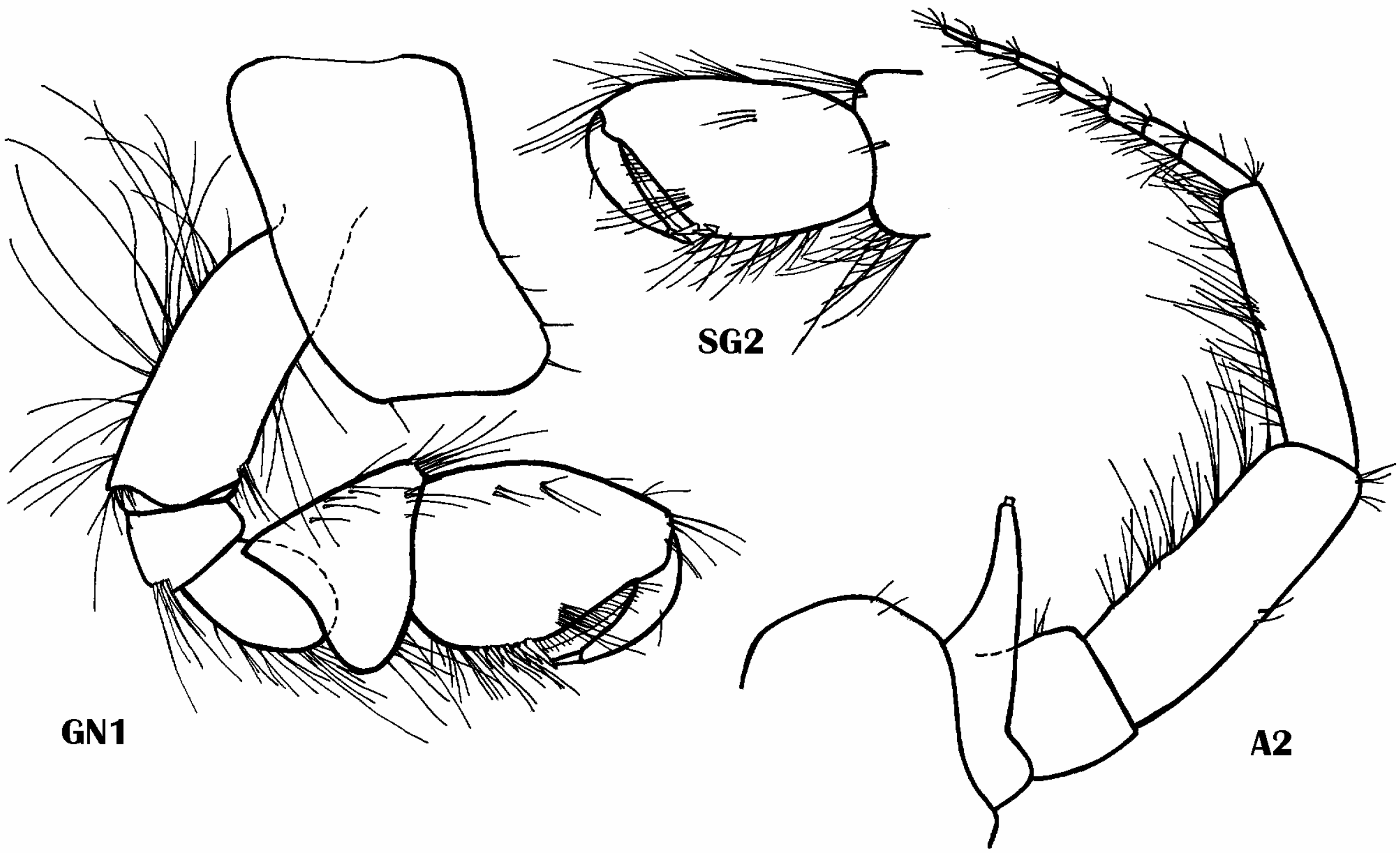


Рис. 7. *Pallasea maligna* sp. n., ♀

изогнут, направлен вниз и немного в сторону; 4 и 5 членики равной длины, с густыми щетинками по нижнему краю; в жгуте до 8 члеников.

Пальпус мандибулы с узко-ланцетовидным концевым члеником, щетка занимает около половины его длины; средний членик длиннее концевого, с длинными щетинками в дистальной части. В максилле 1 иглы наружной пластинки в большинстве своем с 2-4 короткими, тупыми, косо сидящими боковыми зубчиками; внутренняя пластинка яйцевидная, с 12 перистыми щетинками. В максиллипедах коготок почти равен длине последнего членика пальпуса, наружная пластинка дистальным концом не достигает середины его среднего членика.

Коксальные пластинки 2 и 3 пар длинные, узкие, языковидные; 1 и 4 пары более короткие; в 1 паре нижне-передний угол оттянут вперед, закруглен, нижне-задний плавно срезан, передний край с выемкой; в пластинке 4 пары задний край треугольный, боковая поверхность с обширным вздутием. Коксальные пластинки 5-7 с плавно округленными углами, вырезки нижнего края слабые.

Ладони гнатоподов в 1 паре миндалевидные, во 2 – бокаловидные, со скошенным пальмарным краем; на углу пальмарного края и в дистальной части нижнего сидят несколько шипиков, более многочисленных и сильнее развитых в 1 паре.

В переоподах 3 и 4 меро- и проподиты равны по длине, карпоподиты также равны с ним или чуть короче; все членики с пучками густых длинных щетинок, сравнительно более коротких на проподитах; когти толстые, равны половине длины проподита. Переоподы 5 заметно короче, чем 6 и 7; базиподиты в 5 и 6 парах удлиненные, с равномерно суживающимся дистально крыловидным краем, не образующим лопасти в нижней части; в 7 паре крыловидный край более широкий, книзу не суживается, на дистальном конце образует короткую, но широкую округленную лопасть; задний край во всех трех парах с густыми, довольно длинными щетинками; прочие членики с редкими пучками щетинок; когти длинные, составляют около половины длины проподита.

Эпимеральные пластинки короткие и довольно широкие, их нижне-задние углы округлены, вдоль нижнего края сидят редкие щетинки.

Уроподы 1 простираются назад до одного уровня с уроподами 3, их ветви равной длины между собой и почти вдвое короче стержня; стержень широкий, несет единичные простые щетинки по наружному краю и на дистальном конце; ветви голые, с одним коротким апикальным шипом каждая. Уроподы 2 устроены аналогично, но значительно короче; вершины их ветвей немного не достигают конца стержней 1 пары. В уроподах 3 внутренняя ветвь на 2/5 короче наружной, последняя с рудиментарным вторым члеником (заметен при тщательном рассмотрении); обе ветви с перистыми и простыми щетинками по обеим сторонам.

Тельсон удлиненный (длина больше ширины), наиболее широкий в проксимальной трети; выемка слабая, округленная; по краям и сверху тельсона – короткие щетинки.

Длина тела до 22,0 мм.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. Вид наиболее близок к *P. kesslerii*. Отличия от него заключаются в следующем. Срединный ряд возвышений выражен очень слабо (у *P. kesslerii* срединные бугорки более крупные, заметны с первых сегментов мезосомы). Волоски на сегментах тела короче, реже и малочисленнее, чем у *P. kesslerii*. Боковые зубцы на 7 сегменте мезосомы и 1 сегменте метасомы развиты сильнее у *P. maligna*, чем у *P. kesslerii*, а на 2 сегменте мезосомы, напротив, слабее, так что зубцы 1 сегмента длиннее таковых 2-го примерно в 4 раза (у *P. kesslerii* в 1,5-2 раза); зубцы 1 сегмента у *P. maligna* сильнее наклонены назад. Зубец на боковой стороне головы у *P. maligna* тупой и плавно округленный, в отличие от острого, треугольного у *P. kesslerii*. Антеннальный конус *P. kesslerii* обычно более прямой, чем у *P. maligna*, а уроподы 2, в отличие от *P. maligna*, у *P. kesslerii* достигают своими концами дистального конца стержня уроподов 1. Длина тела *P. maligna* меньше, чем *P. kesslerii*.

ЗАМЕЧАНИЕ. У одного экземпляра из бухты Заворотной самый длинный боковой зубец (на 1 сегменте метасомы) с правой стороны был в проксимальной части более толстый, чем у других особей, и на середине своей длины образовывал сидящий с внешней стороны короткий добавочный зубец. Такой факт, расцениваемый как уродство, впервые наблюдался нами у вооруженных байкальских амфипод.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из Северного Байкала (западный берег от мыса Покойники до бухты Заворотной) и Южного (Большие Коты). Вероятно, распространен гораздо шире. Глубина 1,5-12 м. Грунт – камни, часто поросшие водорослями *Draparnaldioides*, иногда с губками; песок; реже заиленный песок, мягкий ил, детрит.

ЭТИМОЛОГИЯ: maligna – лат. «коварная». При поверхностном знакомстве с материалом вид может быть спутан с *P. kesslerii*, что неоднократно и случалось благодаря подобному ненамеренному «коварству».

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 18,0 мм – 18.07.1996, южная сторона мыса Покойники, глуб. 8-10 м; камни, поросшие драпарнальдией; драга (Северобайкальская экспедиция ИГУ). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 15 экз. – из того же сбора; 23 экз. – 21.07.1996, 1 км к северу от ГМС «Солнечная», глуб. 7-12 м, камни, драга (Северобайкальская экспедиция ИГУ); 2 экз. – 21.07.1996, там же, глуб. 7 м, песок, дночерпатель (Северобайкальская экспедиция ИГУ); 8 экз. – 19.07.1996, коса левее входа в сор на м. Покойники, глуб. 5-8 м, камни, песок, драпарнальдии; драга (Северобайкальская экспедиция ИГУ); 1 экз. – 16.08.1991, бухта Большие Коты, глуб. 5-10 м, камни, песок; драга (В.В. Тахтеев).

***Pallasea (Pallasea) grubii grubii* (Dybowsky, 1874)**

Gammarus grubii. Dybowsky, 1874, S. 38-39, 132-133; Taf. 1, Fig. 5.

Pallasea grubii. Stebbing, 1899, p. 422. Stebbing, 1906, S. 379-380.

Dybowskia grubii. Гаряев, 1901, с. 39; табл. I, рис. 3.

Pallasea grubei. Совинский, 1915, с. 268-269, 359; рис. 267-270. Дорогостайский, 1922, с. 120.

Cancelloido (Grubeinus) grubei. Dybowski, 1927b, S. 685. Dybowski, 1927c, S. 68.

Pallasea (Pallasea) grubei. Базикалова, 1945, с. 143-144. Barnard, Barnard, 1983, p. 480.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ И ЗАМЕЧАНИЯ. От наиболее близких видов, *P. kesslerii* и *P. maligna*, отличается по совокупности следующих особенностей.

Срединные бугорки отчетливо выражены с 4-5 сегментов мезосомы. Боковые ряды возвышений присутствуют с 1 сегмента мезосомы, сначала в виде бугров, с 3-4 сегмента мезосомы – в виде зубцов, постепенно увеличивающихся в размерах и достигающих максимальной величины на 1 сегменте метасомы. Зубцы этого сегмента направлены назад, заострены, по длине короче, чем у родственных видов *Pallasea*: их вершины достигают лишь начальной части следующего сегмента. Боковые возвышения 2 сегмента метасомы то в виде очень коротких зубцов, далеко не доходящих до заднего края сегмента и меньших по размеру, чем зубцы на 7 сегменте мезосомы[3]; то в виде крупных бугров; то в виде хорошо развитых зубцов, лишь чуть-чуть короче зубцов 1 сегмента метасомы. На 3 сегменте метасомы боковые ряды в виде бугров. Краевые ряды на 1-5 сегментах мезосомы в виде тупых, но хорошо развитых зубцов со скошенной спереди вершиной, на 6-7 сегментах – в виде бугров или очень тупых, низких зубцов. На сегментах метасомы краевые ряды в виде обширных вздутий, сливающихся с основанием боковых возвышений.

Зубец на боковой поверхности головы промежуточного строения между *P. kesslerii* и *P. maligna*; он то притупленный, с округленной вершиной, то тонкий и приостренный. Придаточный жгутик из 2-3 члеников. Антеннальный конус прямой или почти прямой, направлен вперед и вниз. 4 и 5 членики стержня антенны 2 с более редкими щетинками, чем у *P. kesslerii* и *P. maligna*.

Коксальные пластинки 2-4 шире, чем у обоих названных видов; 1 пара с сильно изогнутым передним краем и значительно вытянутым вперед (хотя и округленным) нижне-передним углом. Гнатоподы со сравнительно более широкими ладонями, у самца более крупными, чем у самки.

Уроподы 2 не достигают дистального конца стержней уроподов 1. В уроподах 3 наружная ветвь в 3,5-6,5 раз длиннее внутренней, с рудиментарным вторым члеником, несет перистые щетинки по внутреннему краю и только простые – по наружному; внутренняя ветвь с простыми щетинками на вершине и перистыми на внутреннем крае, внешний край голый или с 1 простой щетинкой. Тельсон короткий, длина его не превышает максимальной ширины, чаще заметно меньше нее, дистальный край с широкой, но неглубокой выемкой.

Длина тела до 32 мм (Базикалова, 1945).

Молодые особи (длиной около 10 мм) характеризуются заметно более острыми и длинными зубцами вооружения тела, большей разницей в длине ветвей уроподов 3 (в 8 раз), приподнятым вверх рострумом.

---

[3] У типовых экземпляров (гамбургская коллекция) зубцы 2 сегмента метасомы развиты слабо.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ (по Базикаловой, 1945): весь Байкал, главным образом его заливы и губы, верхнее течение Ангары; глубина 1-175 м, чаще до 30-40 м; грунт – песок, илистый песок, редко камни. В наших сборах имелся на грунтах с обильной примесью детрита, в зарослях хары. Подвид *P. grubii arenicola* Dorogostajsky, 1922 является эндемиком Селенгинского района, где встречается на песках и илах, обильно обогащенных детритом.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Синтипы в количестве 6 экз. (3♀♀, 3♂♂) хранятся в Зоологическом институте и Зоологическом музее Гамбургского университета, № 21618 (Andres, Lott, 1977). Там же, под названием *Gammarus sphaerophthalmus* Dybowsky (nomen nudum) хранится еще 2 экз. этого же вида, маркированные как типы (№ 21710). В Музее природоведения университета им. Гумбольдта (Берлин) также имеется серия экземпляров *P. grubii grubii* под номерами 3841, 3837, 3842, 11489 и 11490, предположительно также синтипов (первоначальные этикетки заменены).

Род *Acanthogammarus* Stebbing, 1899

Типовой вид – *Gammarus godlewskii* Dybowsky, 1874. Впервые обозначен Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924), но не А.Я. Базикаловой (1945), как ранее указывалось Р.М. Камалтыновым (1992).

ДИАГНОЗ. Крупные животные. Тело в средней части расширено. Вооружение тела без вторичных шипов. Срединный ряд возвышений хорошо развит, его зубцы или кили всегда непарные, сравнительно низкие на первых сегментах мезосомы и более высокие – на последних сегментах мезосомы и на метасоме. Боковые ряды в виде слабых бугорков или незаметны, никогда не имеют вид зубцов. Краевые ряды возвышений имеются, развиты различно – от валиковидных вздутий до длинных острых зубцов. Антенны 1 длиннее антенн 2. Кокса 1 с выдающейся вперед лопастью (округлой или приостренной). Гнатоподы с крупными, широко-миндалевидными ладонями, с длинным пальмарным краем и коротким нижним; когти длинные, изогнутые. Переоподы 5-7 длинные, со стройными базиподитами. Уроподы 1 и 2 только с одиночными шипами на вершинах ветвей; на ветвях и стержнях (или только на стержнях) могут иметься щетинки.

Подрод *Acanthogammarus* s. str.

ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений в виде тонких острых зубцов или широких треугольных килей, поставленных вертикально или слегка наклоненных назад. Краевые ряды на мезосоме в виде хорошо развитых треугольных или приостренных зубцов, которые достигают наибольшего развития на 4 сегменте или 4 и 5 одновременно. Кокса 4 с бугорком или зубцом на боковой стороне, который намного короче краевого зубца 4 сегмента; иногда с гладкой поверхностью. Переоподы 3 и 4 с заметно расширенными члениками; когти длинные, широкие и почти прямые, имеют ланцетовидную форму. Ветви уроподов 1 и 2 всегда без щетинок. Уроподы 3 развиты нормально, не более чем вдвое короче уроподов 2, наружная ветвь лишь немного длиннее внутренней, обе ветви хотя бы с одной стороны усажены перистыми щетинками.

Подрод *Brachyuropus* Stebbing, 1899

Типовой вид – *Gammarus grewingkii* Dyb., 1874. Впервые обозначен Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924), но не Дж.Л. и Ч.М. Барнардами (Barnard, Barnard, 1983).

ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений в виде зубцов или килей, заметно наклоненных назад; краевые ряды на мезосоме в виде низких тупых килей или продольных валиков, примерно одинаково развитых на всех сегментах, включая 4 и 5. Кокса 4 либо с гладкой боковой поверхностью, либо с сильно развитым зубцом, по длине значительно превышающим возвышения краевого ряда. Переоподы 3 и 4 со стройными или слегка расширенными члениками, когти не ланцетовидной формы, иногда усажены щетинками. На ветвях уроподов 1 и 2 могут иметься щетинки. Уроподы 3 очень короткие, минимум в 4 раза короче уроподов 2; наружная ветвь уроподов 3 значительно длиннее внутренней, обе только с простыми щетинками.

Ключ для определения видов и подвидов подрода *Acanthogammarus*

1 (11) Краевые зубцы на 4 сегменте мезосомы развиты очень сильно, значительно превышают по длине краевые выросты на прочих сегментах.

2 (10) Коксальная пластинка 1 образует направленную вперед лопасть, плавно округленную спереди.

3 (4) Антенны 1 длиннее половины длины тела. 4 членик стержня антенны 2 лишь немного сплюснут дорсовентрально, в средней части не расширен . . . . *A. (A.) godlewskii gracilispinus* subsp. n.

4 (3) Антенны 1 не длиннее половины длины тела. 4 членик стержня антенны 2 сильно сплюснут дорсовентрально, расширен в средней части.

5 (6, 9) Кратчайшее расстояние между вершинами краевых зубцов 4 сегмента мезосомы в 1,5 раза превышает ширину тела у их основания (рис. 10) . . . . *A. (A.) victorii maculosus* Dor.

6 (5, 9) Кратчайшее расстояние между вершинами краевых зубцов 4 сегмента мезосомы в 2 раза превышает ширину тела у их основания (рис. 8, 13).

7 (8) Базиподит переопода 7 равномерно суживается на всем своем протяжении . . . . *A. (A.) victorii victorii* (Dyb.)

8 (7) Базиподит переопода 7 суживается только в дистальной трети, после заметного перегиба заднего края (рис. 12) . . . . *A. (A.) lappaceus lappaceus* sp.n.

9 (5, 6) Кратчайшее расстояние между вершинами краевых зубцов 4 сегмента мезосомы более чем в 2 раза превышает ширину тела у их основания (рис. 14) . . . . *A. (A.) lappaceus longispinus* subsp. n.

10 (2) В коксальной пластинке 1 выдающаяся вперед лопасть с прямо срезанным передним краем и сильно заостренным нижне-передним углом . . . . *A. (A.) godlewskii godlewskii* (Dyb.)

11 (1) Краевые зубцы на 4 сегменте мезосомы развиты умеренно, по длине равны или почти равны зубцам на 5 сегменте.

12 (13) Нижне-передние углы головы с длинными рогоподобными выростами (см. рис. 93а). Третий членик стержня антенны 1 короче второго . . . . *A. (A.) subbrevispinus* Baz.

13 (12) Нижне-передние углы головы плавно закруглены Третий членик стержня антенны 1 длиннее второго . . . . *A. (A.) brevispinus* Dor.

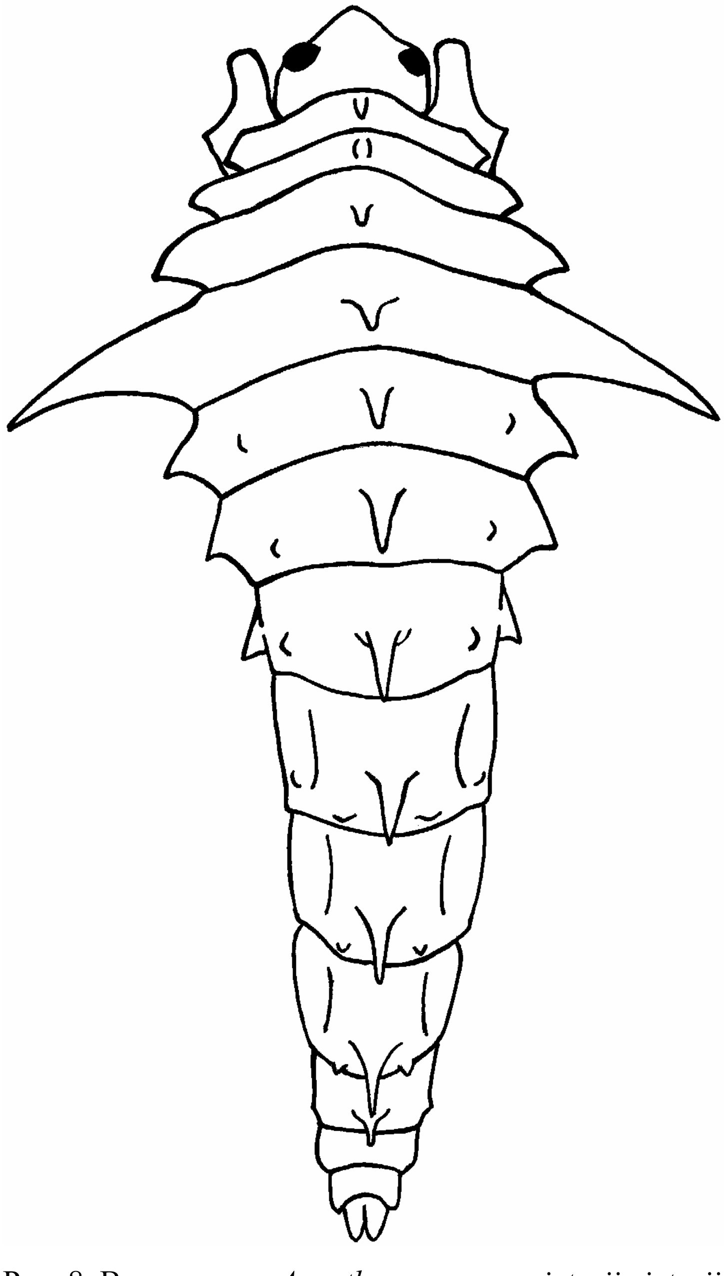


Рис. 8. Вооружение *Acanthogammarus victorii victorii*, вид дорсально

Acanthogammarus (Acanthogammarus) victorii victorii (Dybowsky, 1874)

Рис. 8

Gammarus godlewskii var. *victorii*. Dybowsky, 1874, S. 41, 145-146.
Acanthogammarus godlewskii (part.). Stebbing, 1899, p. 430. Stebbing, 1906, S. 510.
Polyacanthus godlewskii var. *victorii*. Гаряев, 1901, с. 31.
Acanthogammarus godlewskii var. *victorii*. Совинский, 1915, с. 302-304, рис. 326.
Acanthogammarus godlewskii victorii. Дорогостайский, 1922, с. 143.
Acanthogammarus (=Acantho) godlewskii var. *wictori*. Dybowski, 1924, S. 74.
Acanthogammarus wiktori. Dybowski, 1927b, S. 686.
Acanthogammarus (=Acantho) wiktori. Dybowski, 1927c, S. 72.
Acanthogammarus (Acanthogammarus) victorii. Базикалова, 1945, с. 105-106; табл. XLIX, фиг. 2. Barnard, Barnard, 1983, p. 524.

ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений при взгляде сбоку – в виде широких треугольных килей, низких на 1-4 сегментах мезосомы, более развитых на 5 сегменте, высоких на 6-7 сегментах мезосомы и 1-2 метасомы. На 3 сегменте метасомы и 1 уросомы срединные возвышения в виде острых зубцов. Боковые ряды в виде очень слабых бугорков, неясных на 1-4 сегментах мезосомы и лучше заметных на 5-7 сегментах мезосомы и всех сегментах метасомы. Краевые ряды на сегментах мезосомы в виде широких в основании, треугольных килей, за исключением 4 сегмента, на котором они в виде мощных, изогнутых назад роговидных зубцов; расстояние между их вершинами в 2 раза превышает максимальную ширину тела. Голова с бугристой дорсальной поверхностью и небольшим, тупым, треугольным рострумом; длина рострума примерно равна ширине глаза; нижний край головы с утолщением, но без зубца. Глаза черные, выпуклые, яйцевидные, суженные снизу. Антенны 1 не длиннее половины длины тела. 4-й членик стержня антенны 2 сильно сплюснут дорсовентрально, жгут короче 5-го членика. Кокса 1 с сильно вытянутой вперед, неширокой, но округленной лопастью и с сильно вырезанным нижним краем. Коксы 2-4 также с сильной вырезкой снизу, 4 пара – с коническим зубцом на боковой стороне, направленным прямо в сторону. Переоподы наиболее длинные в 6 паре, их базиподиты возрастают в длину от 5 к 7, узкие, их задний край суживается на всем своем протяжении. Уроподы 3 с густыми перистыми щетинками по обеим сторонам обеих ветвей. Тельсон рассечен на 2/3, выемка щелевидная.

Длина тела до 67 мм (Базикалова, 1945). Окраска тела коричневато-желтая, без поперечных полос.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: южная часть Байкала до Селенги, глубина 3-90 м; грунт – песок, камни (Базикалова, 1945). Попадает в тралы, драги, рыболовные сети, иногда (Дорогостайский, 1922) – в ловушки.

Местонахождение типового материала неизвестно.

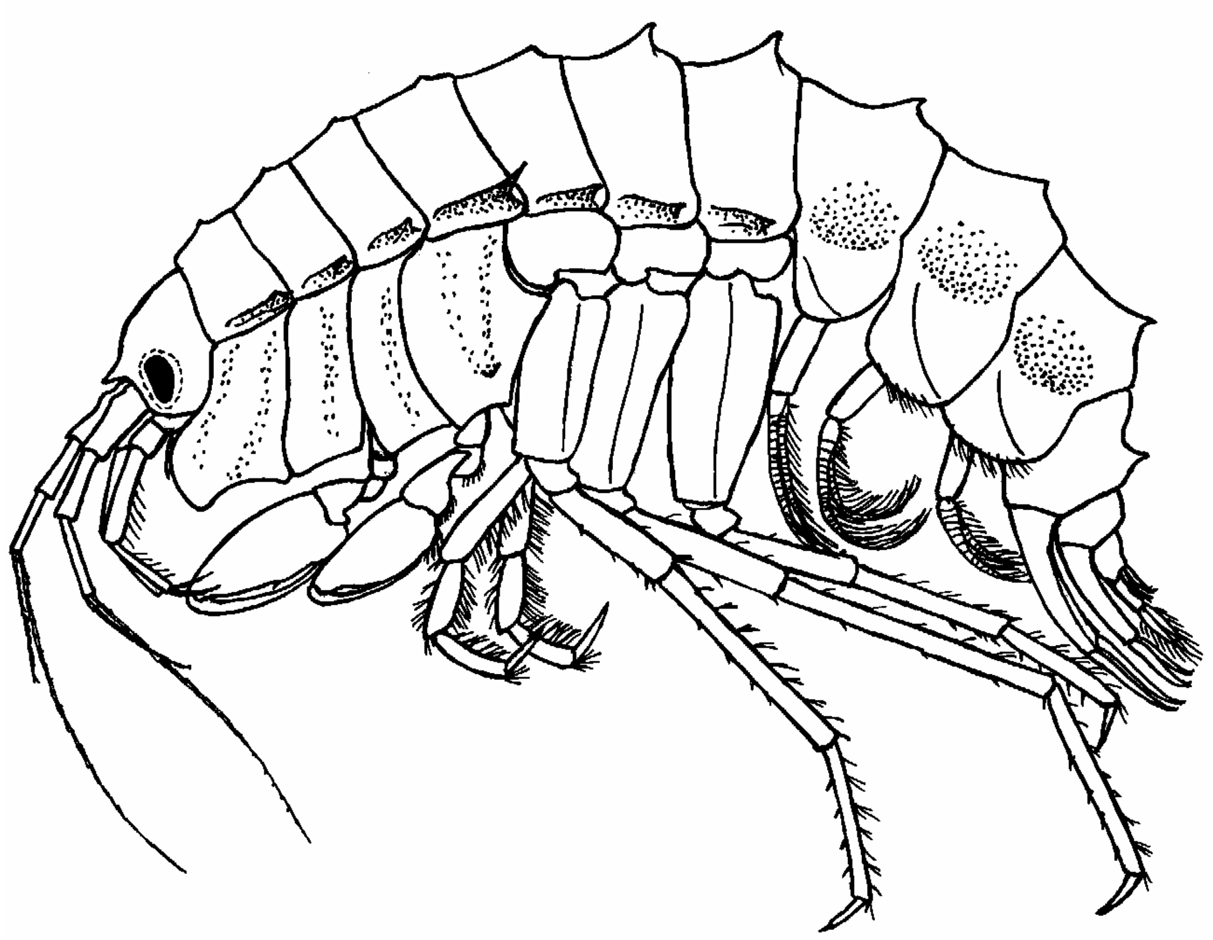


Рис. 9. *Acanthogammarus victorii maculosus*, экземпляр длиной 51,5 мм.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) victorii maculosus Dorogostajsky, 1930

Рис. 9, 10

Acanthogammarus wiktori var. *maculosus* Dorogostajsky (nomen nudum). In: Dybowski, 1927b, S. 686, 687.

Acanthogammarus victorii maculosus. Дорогостайский, 1930, с. 61-62.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) victorii maculosus. Базикалова, 1945, с. 106; табл. XLIX, фиг. 3. Barnard, Barnard, 1983, p. 524.

ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений значительно ниже, чем у номинативного подвида; на 1-5 сегментах мезосомы в виде конических бугорков, на последующих шести сегментах – в виде невысоких килей, широких в основании, но приостренных на вершине. В краевом ряду зубцы на 4 сегменте мезосомы значительно короче, чем у типичной формы, отогнуты назад, широкие в основании и приостренные к концу; расстояние между их вершинами в 1,5 раза больше максимальной ширины тела. Голова сверху выпуклая, с углублением в основании рострума, с неясно выраженной бугристостью; рострум треугольный, немного длиннее и острее, чем у типичной формы. Глаза черные, выпуклые, узко-яйцевидные. Нижний край головы утолщенный, без отростка. 4 членик стержня антенны 2 значительно сплющен дорсовентрально, наиболее широк в средней части; жгут короче 5 членика. Коксальные пластинки 1 с сильно вытянутой вперед, ок-

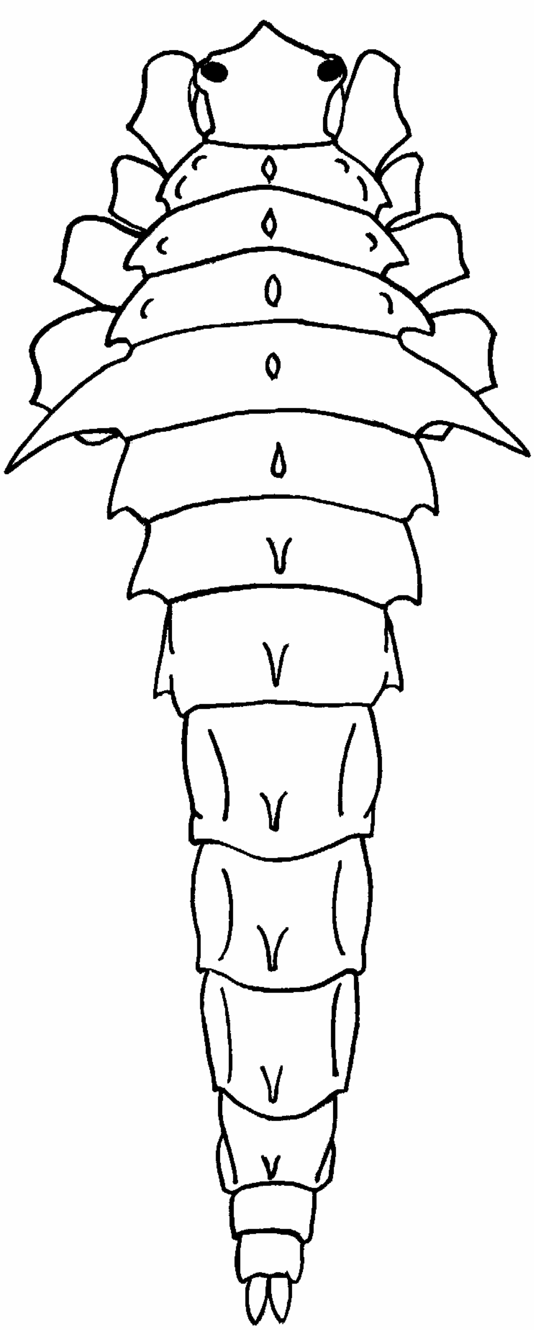


Рис. 10. Вооружение *Acanthogammarus victorii maculosus*, вид дорсально

ругленной и широкой лопастью (заметно более широкой, чем у *A. victorii victorii*); нижний край в 1 и 4 парах со слабой выемкой, во 2 и 3 почти прямой. Базиподит переопода 7 одинаковой ширины в проксимальных двух третях и суженный – в дистальной трети. В уроподах 3 перистые щетинки сидят с обеих сторон обеих ветвей. Тельсон рассечен на 2/3.

Длина тела до 60 мм; самцы крупнее самок. Окраска (по Дорогостайскому, 1930) голубовато-зеленая с черными пятнами на сегментах и коксальных пластинках; вершины кутикулярных выростов охристо-желтые.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: по В.Ч. Дорогостайскому и А.Я. Базикаловой, населяет Малое море и Северный Байкал, изредка встречается южнее – до бухты Анги по западному берегу и до ст. Боярской по восточному; отсутствует в Селенгинском районе. Наиболее обилен в Малом море. Глубина 5-200 м (М.Ю. Бекман, неопубликованные данные), грунт – песок, илистый песок, камни (?).

Считалось, что *A. victorii maculosus* является викарирующей формой в отношении номинативного подвида, замещая его на севере Байкала, что использовалось в качестве иллюстрации географической дифференциации близкородственных форм (Кожов, 1972). Однако в связи с излагаемой здесь ревизией рода *Acanthogammarus* все указания на обитание данного подвида севернее Малого моря, в том числе и наше (Механикова, Тахтеев, 1991), нуждаются в дополнительной проверке. В моих сборах из северной части озера, произведенных с 1988 г., подвид пока не обнаружен. В районе м. Покойники встречается *A. lappaceus longispinus*, который очень близок к *A. victorii victorii*, но значительно отличается от подвида *maculosus*.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ по данному подвиду можно считать утраченным. Он отсутствует в коллекциях Лимнологического института СО РАН и Зоологического ин-

ститутов РАН, а также в материалах В.Ч. Дорогостайского, хранящихся в НИИ биологии при ИГУ. В других учреждениях сборы этого автора вообще отсутствуют. В нашем распоряжении имеется только очень краткий, в несколько строк, диагноз В.Ч. Дорогостайского, не снабженный рисунками. Поэтому я выделяю неотип.

Неотип ♂ 53,0 мм – 21.06.1983, Байкал, Малое море, профиль Шаманка – бухта Песчаная, глуб. 120 м, трал (О.А. Тимошкин). Хранится в ЗИН.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) godlewskii godlewskii (Dybowsky, 1874)

Gammarus godlewskii. Dybowsky, 1874, S. 41, 143-144; Taf. I, Fig. 6.

Acanthogammarus godlewskii. Stebbing, 1899, p. 430.

Polyacanthus albus (non *P. godlewskii*!). Гаряев, 1901, с. 29-31; табл. II, рис. 14; табл. III, рис. 41-45.

Acanthogammarus godlewskii + *Acanthogammarus albus*. Stebbing, 1906, S. 510, 734.

Acanthogammarus (=Acantho) godlewskii + *A. albus*. Dybowski, 1924, S. 70, 74. Dybowski, 1927b, S. 686. Dybowski, 1927c, S. 72.

Acanthogammarus albus (non *A. godlewskii*!). Совинский, 1915, с. 306-308, рис. 331-335.

Acanthogammarus godlewskii albus (non *A. godlewskii* s. str.!). Дорогостайский, 1922, с. 143-144.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) albus (non *A. godlewskii*!). Базикалова, 1945, с. 106-107. Barnard, Barnard, 1983, p. 524.

РАСШИРЕННЫЙ ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений в виде тонких и острых зубцов, низких на первых 4 сегментах и высоких – на 6 последующих; на 1 сегменте уросомы также имеется тонкий срединный зубец. Боковые ряды в виде очень слабых бугорков, наиболее отчетливо заметных на сегментах метасомы. Краевые ряды представлены на мезосоме острыми тонкими зубцами, направленными в стороны и назад, на метасоме – обширными вздутиями; зубцы на 4 сегменте очень длинные и тонкие, направлены в стороны и слегка назад, не изогнуты; расстояние между их вершинами несколько более чем вдвое превышает максимальную ширину тела.

Голова с понижением у основания рострума, без отчетливых бугров и килей; ее нижний край утолщенный, без зубцов. Рострум очень короткий, треугольный, тупой. Глаза выпуклые, черные, широко-почковидные, в нижней части более узкие, чем в верхней. Антенны 1 длиннее половины длины тела. 4-й членик стержня антенны 2 незначительно сплюснут дорсовентрально, жгут равен длине 5-го членика или чуть-чуть короче него.

В коксе 1 выдающаяся вперед лопасть со срезанным (не округленным) передним краем, образует сильно оттянутый, острый нижне-передний угол; вырезка по нижнему краю очень сильная, нижне-задний угол – в виде сосцевидного отростка. Коксы 2 и 3 узкие, также с заметной вырезкой нижнего края, приостренным передним углом и сосцевидным задним. Кокса 4, помимо заметно вырезанного нижнего края, характеризуется наличием очень тонкого и острого шипа на боковой стороне, направленного в сторону и вниз.

Переоподы 5-7 длинные, 6-я пара заметно длиннее, чем 5-я, 7-я незначительно короче 6-й. Базиподиты значительно удлиняются от 5 к 7 паре, стройные, суживаются на всем своем протяжении, с едва заметным перегибом посредине заднего края; в 7 паре длина более чем в 3 раза превышает максимальную ширину. В уроподах 3 перистые щетинки имеются по обеим сторонам обеих ветвей. Тельсон рассечен до середины или несколько менее, выемка широкая.

Длина тела до 48 мм. Окраска тела желтовато-белая, с темно-коричневыми поперечными полосами по заднему краю сегментов.

ЗАМЕЧАНИЯ. В пользу установленной синонимии *A. godlewskii* и *A. albus* явно свидетельствуют следующие моменты в оригинальном описании первого вида Б.И. Дыбовским: 1) характеристика первой коксальной пластинки, образующей острый, вытянутый вперед шип; 2) описание коксальной пластинки 4, с ее пятиугольной формой и коротким, но острым зубцом; 3) цветной рисунок Б.И. Дыбовского и описание прижизненной окраски; 4) описание тельсона, который рассечен до середины, а его цельная (проксимальная) половина несет продольный киль; 5) характеристика вооружения сегментов тела и особенно – 4 сегмента мезосомы. Кроме того, Б.И. Дыбовский отмечает факт сильной колючести особей этого вида и способность вызывать повреждения рук от острых кутикулярных зубцов и указывает, что местное население называет его “колючая бокоплавка” из-за неприятностей, которые доставляют рыбакам попавшие в сети рачки. Это подтверждается и нашими наблюдениями. *A. lappaceus* (*A. godlewskii* в ошибочном понимании ряда авторов) не так “злобно” колюч.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: весь Байкал, кроме Селенгинского района, глубина 5-825 м, чаще 5-300 м; грунт – ил, илистый песок (Базикалова, 1945). Улавливается тралом, драгой, рыболовными сетями.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) godlewskii gracilispinus **Tachteew, subsp. n.**

Рис. 11

РАСШИРЕННЫЙ ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений в виде невысоких, но узких зубцов на 1-4 сегментах мезосомы, которые заметно увеличиваются в высоту от 5 сегмента к 7, наиболее высокие – на сегментах метасомы. При этом они тонкие и острые; срединный зубец на 1 сегменте уросомы, напротив, в сравнении с типичной формой более широкий, треугольный. Боковые ряды наиболее заметны на сегментах метасомы, где представлены слабыми коническими бугорками. Краевые ряды в виде хорошо развитых зубцов, на 5-7 сегментах мезосомы сравнительно длинных и тонких; зубцы на 4 сегменте узкие в основании, тонкие, стройные, прямые или слегка изогнутые кверху, иногда – лишь слегка назад; кратчайшее расстояние между их вершинами варьирует и в 2,2-2,8 раза превышает максимальную ширину тела. На всех сегментах метасомы и 1 сегменте уросомы краевые ряды в виде валиков почти во всю длину сегмента.

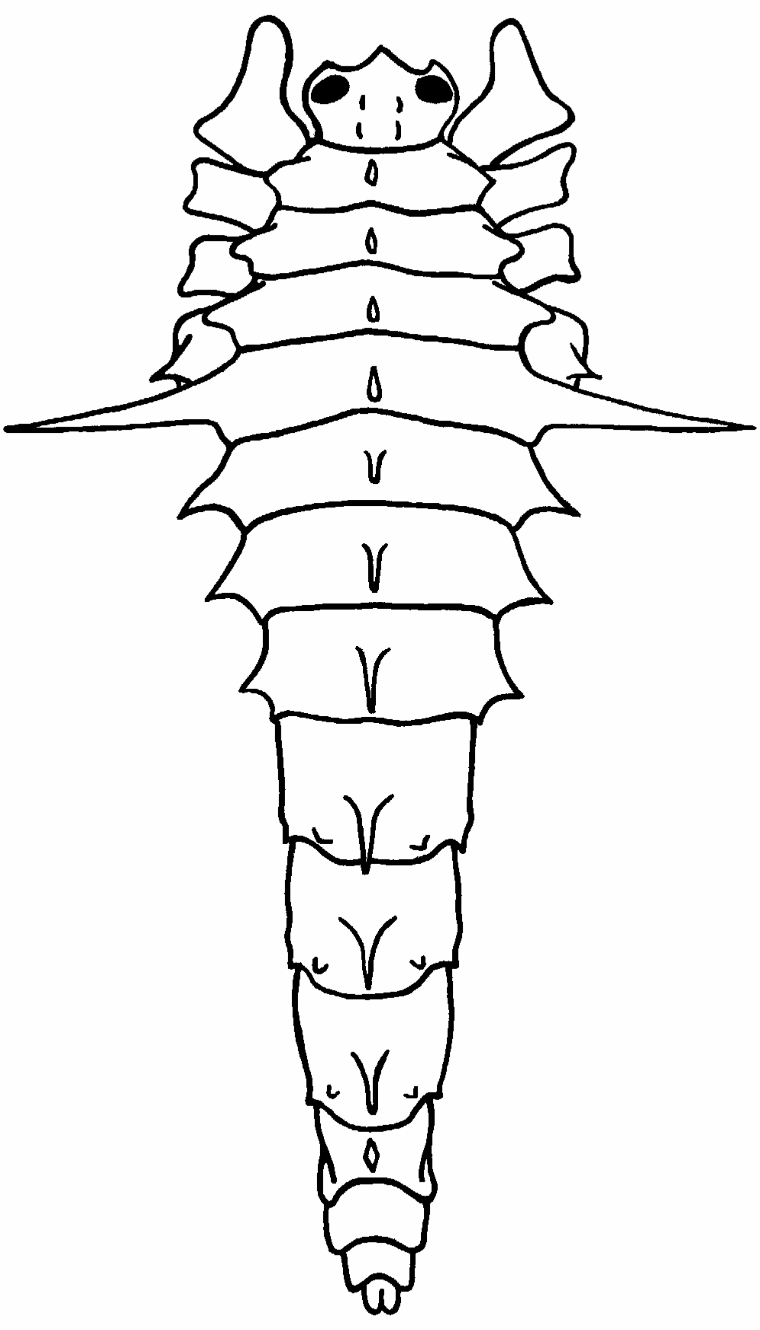


Рис. 11. Вооружение *Acanthogammarus godlewskii gracilispinus* subsp. n., вид дорсально

Голова сверху бугристая, с коротким треугольным рострумом, заходящим лишь на самое начало базальных члеников стержней антенн 1; нижний край головы с хорошо выраженным валиком. Глаза выпуклые, широко-почковидные, но сильно суженные снизу. Антенны 1 длиннее половины длины тела. 4-й членик стержня антенны 2 слабо сплюснут дорсовентрально, в средней части не расширен; жгут короче 5-го членика. Кокса 1 с узкой, далеко выступающей вперед лопастью, с переднего края плавно закругленной, и со значительной вырезкой по нижнему краю. Коксы 2-4 снизу вырезаны слабо, 4 пара – с тонким, острым и узким в основании зубцом на боковой поверхности. Базиподиты переоподов 5-7 удлиненные, но не-

сколько короче, чем у *A. godlewskii godlewskii*; в 7 паре длина их в 2,8 раза превышает максимальную ширину, задний край почти параллелен переднему в проксимальной части и заметно суживается в дистальных 2/5, образуя очень слабо выраженную вырезку. В уроподах 3 перистыми щетинками усажены обе стороны обеих ветвей, однако в проксимальной половине наружного края наружной ветви щетинки только простые. Тельсон рассечен на 2/3, в проксимальной его части имеется срединный продольный киль.

Длина тела до 56 мм.

ЗАМЕЧАНИЯ. От номинативного подвида *A. godlewskii gracilispinus* отличается закругленной спереди лопастью коксы 1 (хотя и узкой), бугристой поверхностью головы, несколько более короткими базиподитами переоподов задней группы и сильнее расчлененным тельсоном. Все эти черты являются переходными к виду *A. lappaceus* и, возможно, следствием межвидовой гибридизации с последним. Все самки, собранные в конце августа, были без яиц и с голыми оостегитами. В июньском сборе имелась самка с мохнатыми оостегитами, очевидно, закончившая размножение.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: створ Чивыркуйского залива напротив устья реки Большой Чивыркуй; Баргузинский залив со стороны Святого Носа. Глубина 60-100 м.

ЭТИМОЛОГИЯ: Подвид получил название благодаря тонким и стройным зубцам кутикулярного вооружения.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♂ 52,0 мм: 24.08.1997, против р. Большой Чивыркуй, глуб. 60 м, бимтрал, НИС «Верещагин» (И.В. Механикова). Хранится в Лимнологическом институте СО РАН.

Паратипы: 26 экз. – из того же сбора; 4 экз. (2♀♀, 2♂♂) – 20.06.2000, Баргузинский залив у Св. Носа (между мысами Зелененький и Осиновый), глуб. 100 м, ставная сеть, НИС «Кожов» (В.В. Тахтеев).

Acanthogammarus (Acanthogammarus) lappaceus lappaceus **Tachteew, sp. n.**

Рис. 12, 13

Polyacanthus godlewskii. Гаряев, 1901, с. 31.

Acanthogammarus godlewskii. Совинский, 1915, с. 301-303, рис. 321-325. Дорогостайский, 1922, с. 143.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) godlewskii. Базикалова, 1945, с. 104-105.

РАСШИРЕННЫЙ ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений при взгляде сбоку в виде низких килей на 1-5 сегментах мезосомы; на последующих 6 сегментах (включая 1 сегмент уросомы) кили неширокие, высокие, сильно заостренные к вершине. Боковые ряды в виде слабых бугорков, наиболее заметны на метасоме и последних сегментах мезосомы. Краевые ряды на мезосоме в виде направленных в стороны и назад зубцов, из которых зубцы на 4 сегменте особенно длинные, с широкими основаниями и сильно заостренными, приподнятыми вверх концами, расстояние между которыми в 2 раза превышает максимальную ширину тела. На метасоме и 1 сегменте

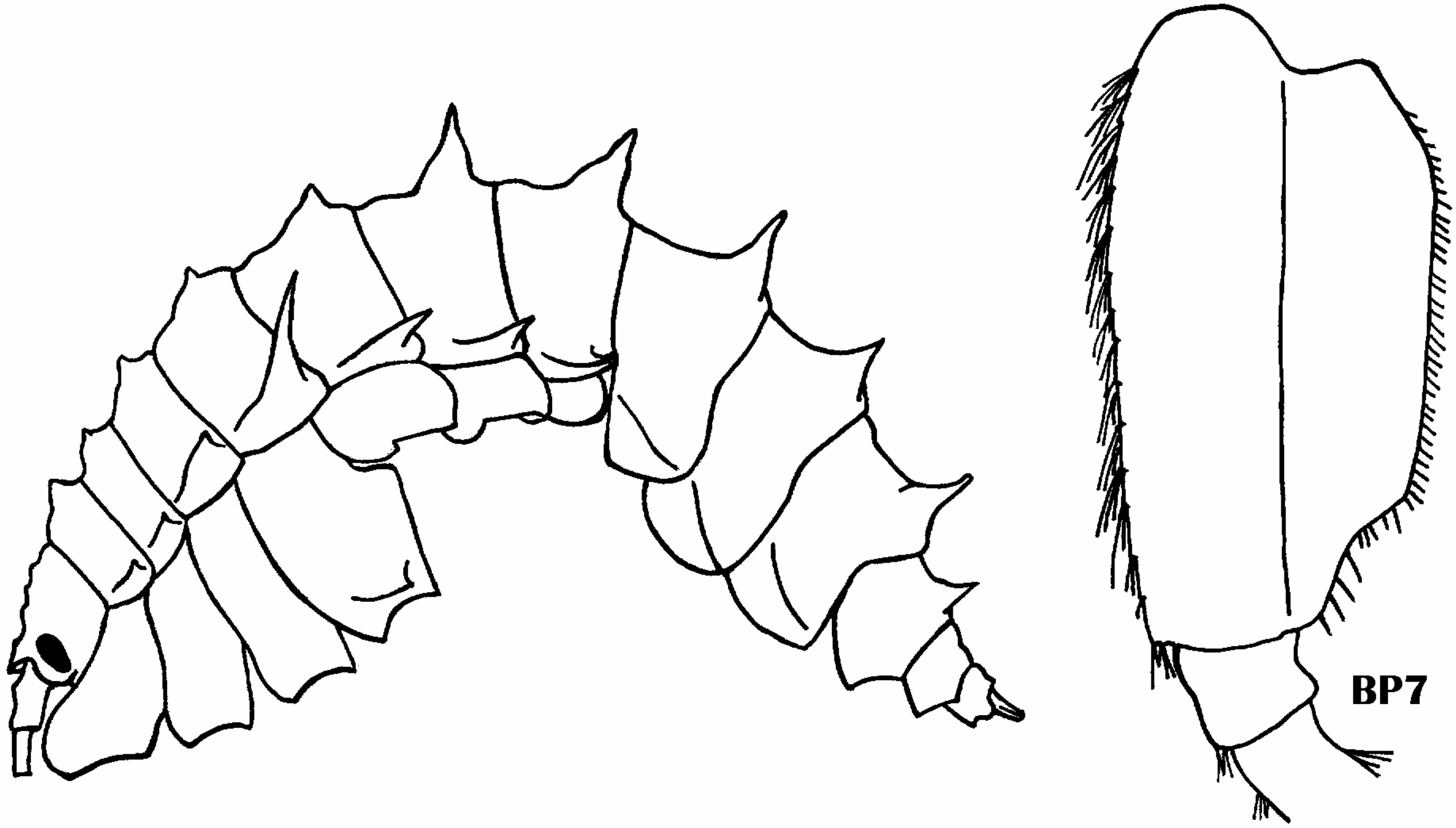


Рис. 12. *Acanthogammarus lappaceus lappaceus* sp. n.

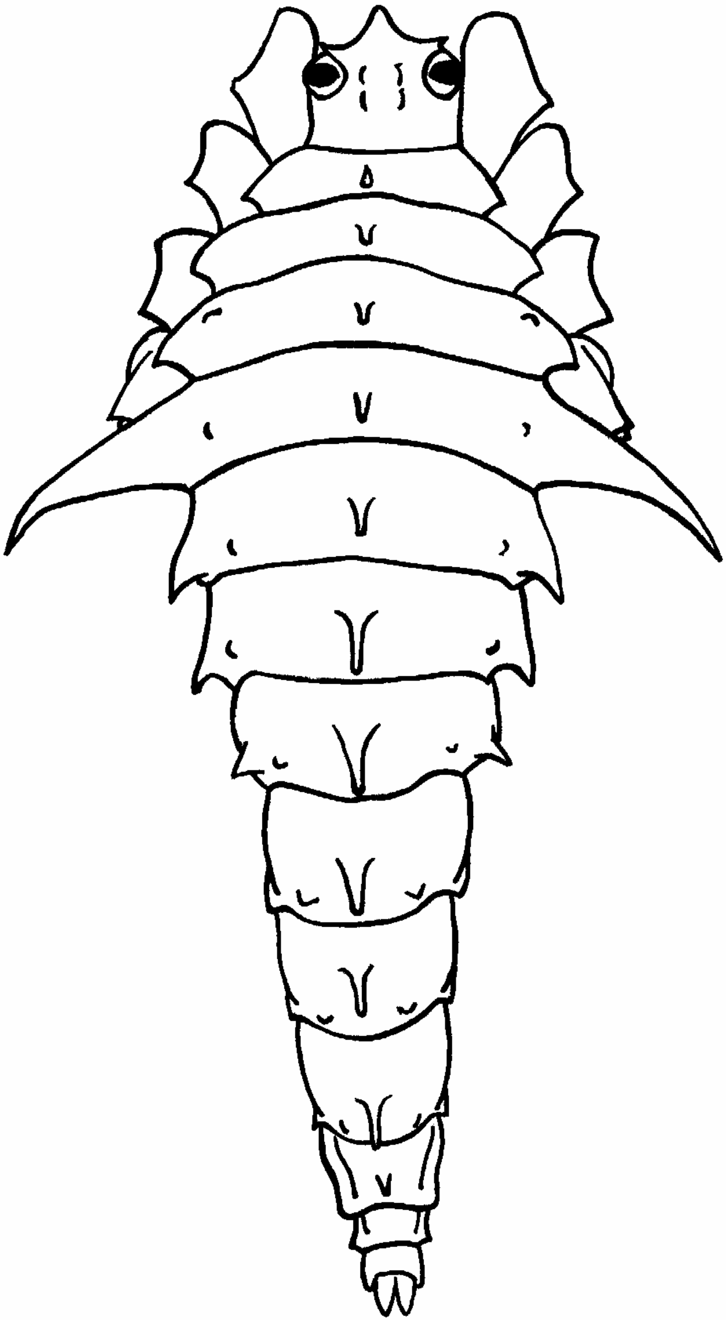


Рис. 13. Вооружение *Acanthogammarus lappaceus lappaceus* sp. n., вид дорсально

уросомы краевые ряды в виде обширных вздутий голова сверху бугристая, ее нижний край без зубца; рострум треугольный, тупой, хорошо заметный, по длине почти достигает середины базального членика антенны 1. Глаза черные, выпуклые, яйцевидные или почковидные, снизу суженные. Антенны 1 немного короче половины длины тела (по А.Я. Базикаловой, равны ей). В антенне 2 четвертый членик стержня значительно сплюснут дорсо-вентрально, расширен в средней части, жгут короче 5-го членика стержня. Кокса 1 с сильно вытянутой вперед, очень широкой и округлой лопастью и со слабо (иногда – в средней степени) вырезанным нижним краем. Кокса 2 также со слабой вырезкой снизу, 3 и 4 – с более сильной; на боковой стороне коксы 4 сидит короткий, торчащий в сторону зубец, очень

широкий в основании, но приостренный к вершине. Базиподиты переоподов 5-7 сравнительно короткие; в 7 паре длина в 2,5 раза превышает максимальную ширину, задний край большей частью параллелен переднему и лишь в дистальной 1/4-1/3 значительно суживается, образуя слабую выемку. В уроподах 3 ветви, по В.К. Совинскому и А.Я. Базикаловой, усажены перистыми щетинками, за исключением наружного края наружной ветви, несущего простые щетинки; по моим наблюдениям, наружные края обеих ветвей в проксимальной части несут только простые щетинки, к которым в дистальной добавляются одна или несколько перистых (то же отмечено и В.Ч. Дорогостайским, 1922). Тельсон рассечен на 3/4.

Длина тела до 65 мм; в среднем 44 мм у половозрелых самок и 53,5 мм у самцов; яйценосные самки в некоторых местообитаниях не превышают 35 мм.

Окраска тела грязновато-оранжевая или светло-коричневая, с темнокоричневыми поперечными полосами по заднему краю сегментов; членики переоподов 5-7 и стержней обеих пар антенн в средней части оранжевые, на концах – белые.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ. На мелководье у Большого Ушканьего острова (бухта Пещерка, глуб. 15 м, песок, камни) собраны экземпляры, у которых зубец на 4 коксальной пластинке отсутствует, заменяясь вздутием; базиподиты переоподов 5-7 более стройные (в 7 паре длина в 2,8 раза превышает ширину), задний край базиподита 7 книзу плавно суживается на большей части своего протяжения, без выемки в нижней трети. Возможно, при наличии более представительного материала из района Ушканьих островов этой форме придется придать статус подвида. Из Баргузинского залива (мыс Черный, глуб. 25 м) известны особи, имеющие промежуточный характер между типичной и “ушканьей” формами по упомянутым признакам.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ. Весь Байкал, кроме Селенгинского района; наиболее обычен в северной части озера; глубина 2-180 м, чаще 10-60 м; грунт – чистый и заиленный песок (Базикалова, 1945). В наших сборах отмечен среди камней, в том числе с макрофитами. Самки с яйцами встречены в августе – декабре, что говорит о значительно растянутом (возможно, даже круглогодичном) периоде размножения. Число яиц в марсупиуме – от 618 до 987, в среднем – 823. Размер яиц 0,8-1,0 мм в длину, 0,6-0,8 мм в ширину; вылупившаяся из яиц молодь имеет длину тела 2,5-3,0 мм.

ЭТИМОЛОГИЯ. Название вида отражает колючесть его кутикулярного вооружения (lappaceus – лат. “репейниковый”).

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 50,0 мм – 22.08.1989, Чивыркуйский залив недалеко от о. Лохматый Калтыгей, глуб. 35-50 м, песок; бимтрал 1 м, НИС “Обручев” (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 19 экз. – из того же сбора; 1 экз. (♂) – 14.12.1988, Чивыркуйский залив в створе, со стороны Св. Носа, глуб. 30-50 м; бимтрал 2,5 м, НИС “Верещагин” (В.В. Тахтеев); 5 экз. (все ♀♀) – 20.07.1996, напротив входа в сор на м. Покойники, глуб. 11-30 м, камни, макрофиты; драга (Северобайкальская экспедиция ИГУ под рук. В.В. Тахтеева); 12 экз. – октябрь 1997 г., Умыш-Тэмэ, глуб. 19 м, заиленный песок, дет-

рит; драга, НИС "Титов" (Ф.В. Адов); 1 экз. (♀) – 28.06.1995, мыс Покойники, глуб. 130 м, ставная сеть (Ф.В. Адов).

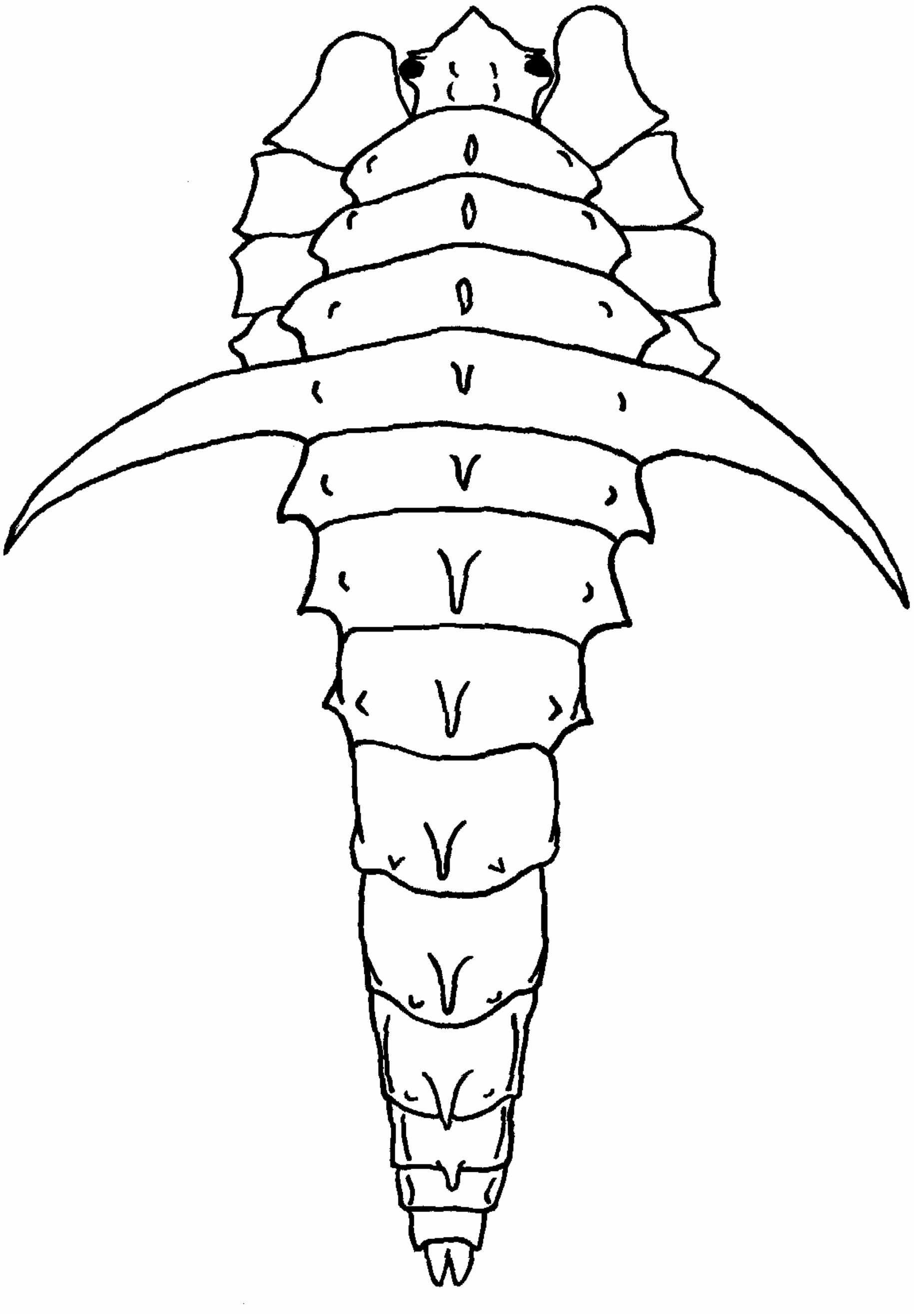


Рис. 14. Вооружение *Acanthogammarus lappaceus longispinus* subsp. n., вид дорсально

***Acanthogammarus (Acanthogammarus) lappaceus longispinus* Tachteew, subsp. n.**

Рис. 14

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. От *A. lappaceus lappaceus* отличается необычайно сильно развитыми краевыми зубцами на 4 сегменте мезосомы, широкими в основании, саблевидно изогнутыми назад и достигающими уровня 6 сегмента; кратчайшее расстояние между вершинами этих зубцов в 2,5 и более раза превышает максимальную ширину тела. В

уроподах 3 наружная ветвь с довольно густыми (не единичными) перистыми щетинками в дистальной половине наружного края. В остальном сходен с номинативным подвидом. Длина тела до 53 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ не изучено. В Байкальском музее ИГУ имеются экземпляры без указания места сбора. Подвид явно не ограничен в своем обитании типовым местонахождением.

ЭТИМОЛОГИЯ. Название отражает сильное развитие краевых зубцов 4 сегмента мезосомы.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♂ 50,5 мм – 28.06.1995, мыс Покойники (типовое местонахождение, Северный Байкал), глуб. 130 м, ставная сеть (Ф.В. Адов). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 2 экз. (♂♂) из того же сбора.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) brevispinus **Dorogostajsky, 1922**

Acanthogammarus godlewskii brevispinus. Дорогостайский, 1922, с. 144-146; табл. 1, рис. 9; табл. 2, рис. 12.

Acanthogammarus brevispinus. Dybowski, 1927b, S. 686, 687.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) brevispinus. Базикалова, 1945, с. 108-109. Barnard, Barnard, 1983, p.524.

РАСШИРЕННЫЙ ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений на 1-4 сегментах мезосомы в виде слабых бугорков, на последующих 6 сегментах в виде острых, но низких зубцов, наклоненных назад; на 1 сегменте уросомы – слабый киль. Боковые ряды не выражены. Краевые ряды на первых трех сегментах мезосомы представлены низкими треугольными килями, на 4 и 5 сегментах – в виде тонких острых зубцов, одинаково развитых на обоих сегментах и не достигающих аномальной величины ни на одном из них. На 6-7 сегментах мезосомы, на метасоме и 1 сегменте уросомы краевые ряды в виде вздутий. Голова с неровной дорсальной поверхностью, но без бугорков; рострум треугольный, очень короткий; нижний край головы утолщенный, без зубцов. Глаза черные, выпуклые, почковидные, в нижней части уже, чем в верхней. Антенны 1 равны половине длины тела, вдвое длиннее антенн 2. В антенне 2 4-й членик стержня уплощен дорсовентрально, в средней части почти не расширен, с длинными щетинками по наружному краю; жгут немного короче 5-го членика стержня. Кокса 1 образует вытянутую вперед лопасть, простирающуюся далее кончика рострума; ее передний и нижний края, а также угол между ними - прямые. Коксы 2 и 3 с приостренными нижне-передними углами и притупленными нижне-задними, с прямыми нижними краями. Кокса 4 со слабо выраженным углом между нижним краем и дистальной частью заднего, на боковой поверхности – слабый бугорок или вздутие. Переоподы 6 и 7 почти равной длины и короче, чем 5; базиподиты узкие и длинные, их крыловидный край без отчетливых перегибов, наиболее широкий в проксимальной трети - в 5 и 6 парах, и в проксимальной половине – в 7; длина базиподита 7 в 3 раза больше максимальной ширины. Эпимеральные пластинки, нижние

края 1 и 2 сегментов уросомы и наружные стороны стержней уроподов 1 и 2 с густыми щетинками. В уроподах 3 перистые щетинки имеются по обоим краям обеих ветвей. Тельсон длинный, рассечен на 3/4, на вершине каждой ветви группа густых щетинок.

Длина тела до 38 мм. Окраска сегментов зеленовато-белая, с темно-коричневыми поперечными полосами по заднему краю. Антенны и переоподы 5-7 светло-коричневые.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Селенгинское мелководье, восточный берег Южного Байкала к северу от ст. Боярской, Баргузинский и Чивыркуйский заливы (Базикалова, 1945); глубина 3-200 м, грунт – ил, песок (Bekman et al., 1998). Принадлежность к данному виду форм из двух упомянутых заливов нуждается в дополнительной проверке; так, особи из Чивыркуйского залива характеризуются значительно более сильным развитием вооружения, что приближает их к *A. godlewskii* и *A. lappaceus*, а также приостренным нижне-передним углом лопасти 1 коксальной пластинки. Возможно, они представляют собою новый вид или подвид.

Место хранения типовых экземпляров неизвестно.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) subbrevispinus Bazikalova, 1945

Рис. 15, 93а

Acanthogammarus (Acanthogammarus) subbrevispinus. Базикалова, 1945, с. 109-110; табл. XIV, фиг. 1. Barnard, Barnard, 1983, p. 524.

РАСШИРЕННЫЙ ДИАГНОЗ. Срединный ряд возвышений состоит из тупых, длинных в основании и невысоких килей, слабо развитых на первых пяти сегментах и более сильно – на 5 последующих. Тупой невысокий киль имеется и на 1 сегменте уросомы. Боковые ряды в виде слабых бугорков и вздутий. Краевые ряды на 1-3 сегментах мезосомы в виде широких, но невысоких килей, на 4 и 5 сегментах переходящих в острые, изогнутые назад зубцы примерно равной длины; на 6 сегменте зубцы более короткие и менее острые, на 7 – тупые, слабые; на всех сегментах метасомы и 1 сегменте уросомы краевые ряды в виде валиковидных вздутий. Голова с двумя ясно выраженными продольными килями на дорсальной поверхности и недлинным треугольным рострумом; нижне-передние углы головы вытянуты в очень длинные и крепкие роговидные выросты, которые к концу утончены, слегка загнуты назад и достигают одного уровня с нижними краями коксальных пластинок. Антенны 1 короче половины длины тела, 3-й членик их стержня короткий (равной длины со 2-м или даже короче него). 4-й членик стержня антенны 2 сдавлен слабо, в средней части не расширен, жгут длиннее 5-го членика. Коксальные пластинки с густыми длинными щетинками по нижнему краю, не имеющему вырезок; 1 пара с вытянутым вперед до уровня переднего края головы острым нижне-передним углом (по А.Я. Базикаловой, этот угол лишь слегка вытянут, закруглен). Переоподы 3 и 4 отличаются очень широкими мероподитами и

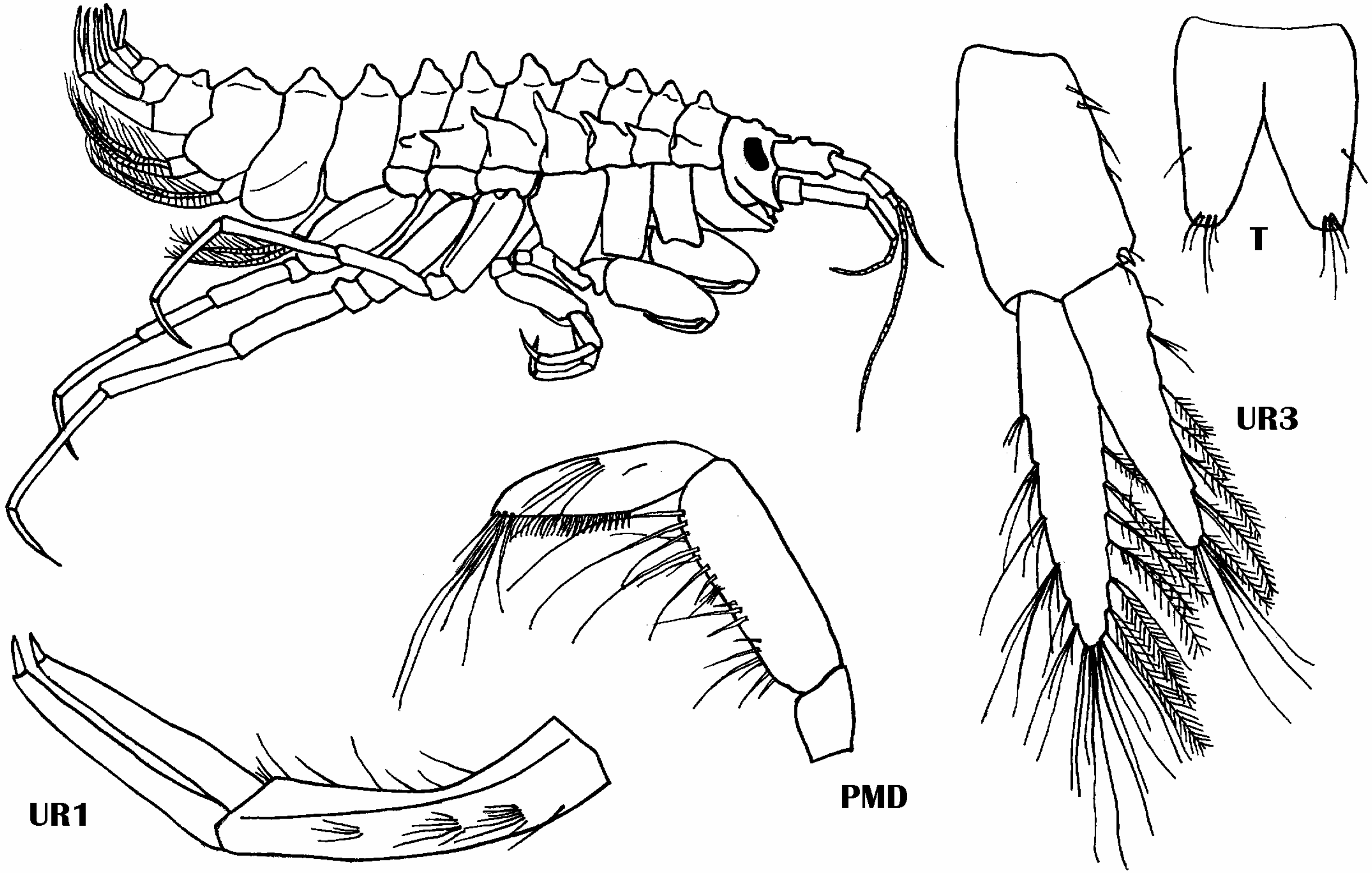


Рис. 15. *Acanthogammarus subbrevispinus*

когтями. Базиподиты задней группы переоподов сравнительно короткие, крыловидный край в 5 и 6 парах наиболее широк в проксимальной четверти; в 7 паре суживается лишь в дистальной трети, длина в 2 раза превышает максимальную ширину. В уроподах 3 перистые щетинки имеются только на внутренних краях обеих ветвей; наружные края – с простыми щетинками. Тельсон недлинный, разделен на 2/3.

Длина тела до 35,5 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Северная часть Байкала – в губе Хакусы и у мыса Урбан (Базикалова, 1945); Баргузинский залив (Тахтеев, Механикова, 1996); глубина 6,5-100 м; песок.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип и 15 экз. паратипов хранятся в Зоологическом институте РАН (№ 1/50143, 2/50144).

Род *Propachygammarus* Bazikalova, 1945

Базикалова, 1945, с. 152-153 (subgenus). Barnard, Barnard, 1983, p. 479-480 (subgenus; "probably valid genus").

Типовой вид – *Dybowskia dryshenkoi* Garj., 1901. Обозначен: Barnard, Barnard, 1983.

ДИАГНОЗ. Мезосома более или менее расширена. Боковые ряды возвышений наиболее развиты на сегментах метасомы, где имеют вид зубцов, поставленных вертикально или слегка изогнутых вперед. Краевые ряды наиболее развиты на сегментах мезосомы, в виде острых или притупленных зубцов, либо широких четырехугольных килей. Рострум короткий, треугольный, либо в виде 1 или 2 рогов, загнутых кверху. Базальный членик стержня антенны 1 с бугорком на дорсальной поверхности. В антенне 2 4-й и 5-й членики стержня цилиндрические, жгут длиннее 5-го членика стержня. Кокса 1 с оттянутым вперед, округленным нижне-передним углом. Переоподы 5-7 с суживающимися книзу базиподитами, нижне-задний угол без лопасти. В уроподах 1 и 2 шипы сидят только на вершинах ветвей; края ветвей – с простыми щетинками или голые. Тельсон рассечен не более чем на 2/3.

Ключ для определения видов рода *Propachygammarus*

1 (4, 5) Рострум короткий, треугольный, вверх не загнут.

2 (3) Краевые ряды возвышений на сегментах мезосомы в виде широких четырехугольных пластинок (рис. 16). Стержень уропода 1 с длинным кутикулярным отростком на дистальном конце с наружной стороны, несущим на вершине шип (рис. 17) . . . . *P. lamellispinis* (Baz.)

3 (2) Краевые ряды возвышений на сегментах мезосомы в виде острых зубцов. Стержень уропода 1 на дистальном конце с наружной стороны несет длинный шип, без кутикулярного отростка. . . . . . *P. dryshenkoi* (Garj.)

4 (1, 5) Рострум в виде направленного вверх непарного рога (рис. 18, 19) . . . . *P. maximus* (Garj.)

5 (1, 4) Рострум в виде направленных вверх парных рогов (см. рис. 94,б) . . . . *P. bicornis* (Dor.)

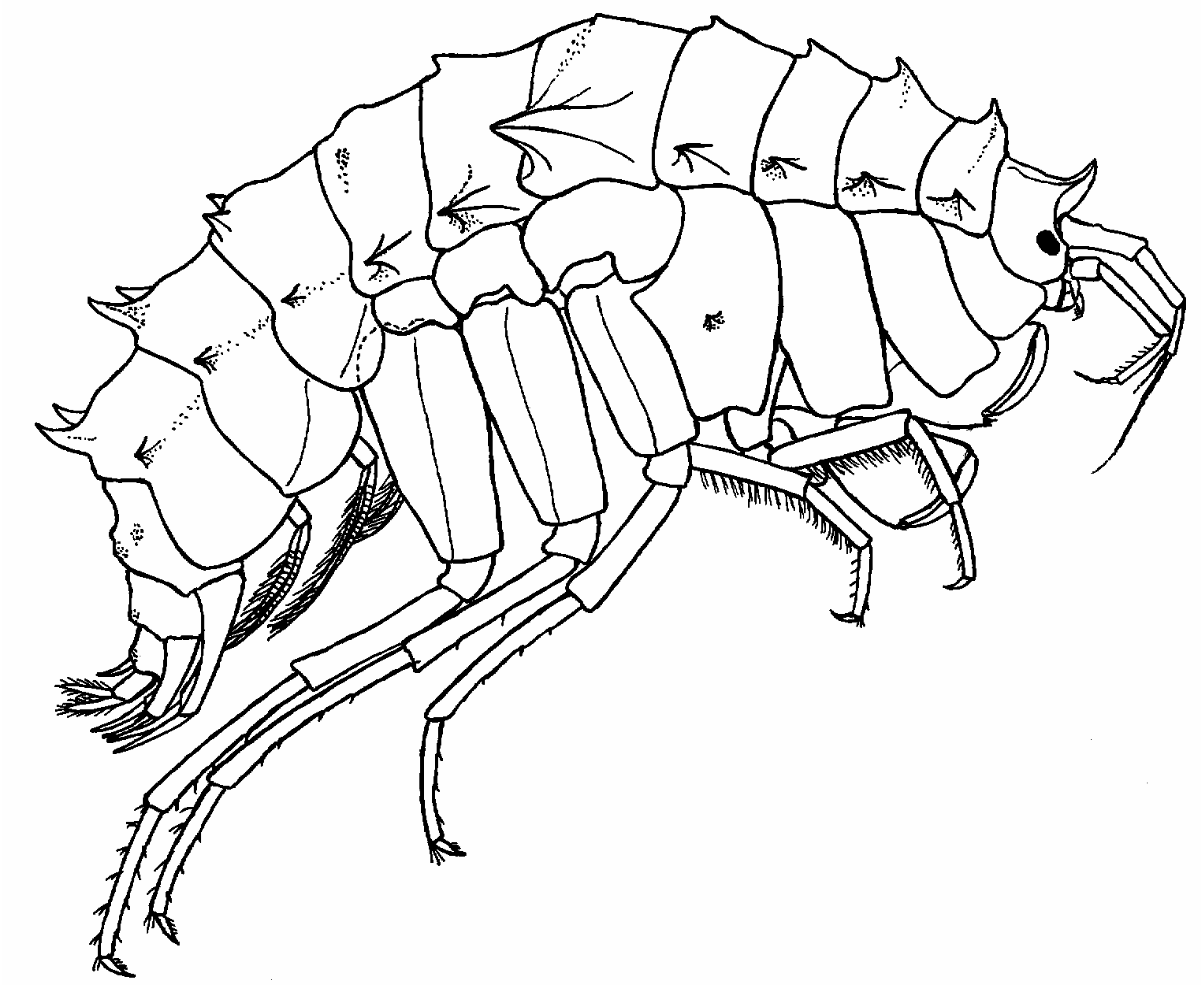


Рис. 18. *Propachygammarus maximus*, взрослый экземпляр.

Propachygammarus maximus **(Garjajew, 1901)**

Рис. 18, 19

Polyacanthus maximus. Гаряев, 1901, с. 23-25; табл. II, фиг. 13; табл. III, фиг. 37-40.

Acanthogammarus maximus. Stebbing, 1906, S. 734. Совинский, 1915, с. 304-306, рис. 327-330. Dybowski, 1924, S. 74. Dybowski, 1927b, S. 686. Dybowski, 1927c, S. 73.

Acanthogammarus (Acanthogammarus) maximus. Базикалова, 1945, с. 107-108; табл. XLIX, фиг. 4. Barnard, Barnard, 1983, p. 524.

РАСШИРЕННЫЙ ДИАГНОЗ. Тело расширено в средней части. Срединный ряд возвышений у взрослых экземпляров представлен низкими, направленными назад зубцами на 1-6 сегментах мезосомы; на 7 сегменте мезосомы и метасоме в виде вздутий, очертания которых размываются от сегмента к сегменту; на 1 сегменте уросомы в виде бугорка. Боковые ряды выражены только на сегментах метасомы, где представлены вертикально поставленными зубцами, умеренно развитыми на 1 сегменте и сильно – на 2 и 3. Краевые ряды в виде широких тупых зубцов, крупных на

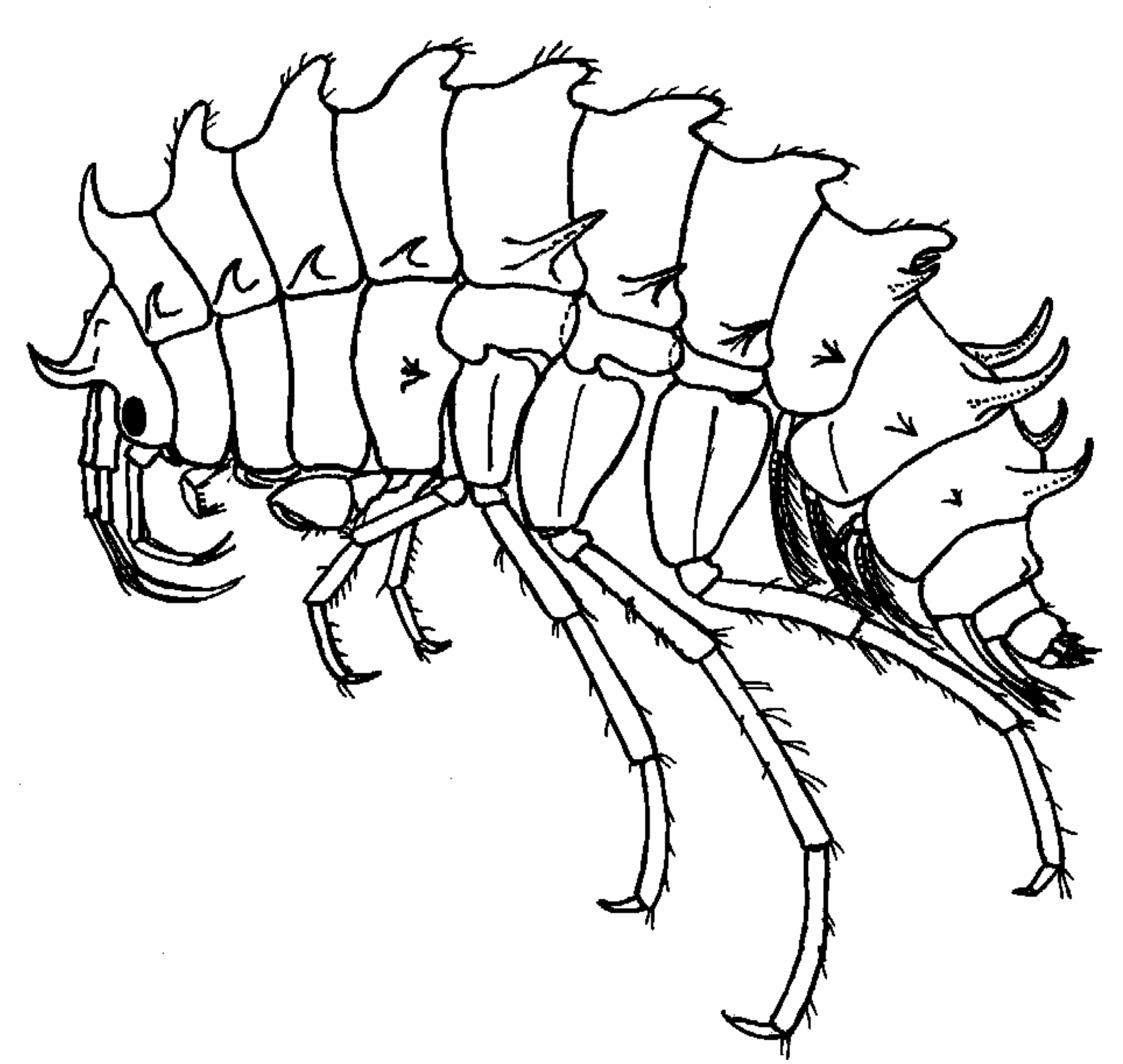


Рис. 19. *Propachygammarus maximus*, молодой экземпляр

мезосоме и несколько меньших на метасоме; краевые зубцы 5 сегмента мезосомы наиболее развиты, толстые, тупые; расстояние между их вершинами на 2/3 превышает максимальную ширину тела. Голова короткая, с неровной дорсальной поверхностью и очень мощным, длинным, загнутым вверх рострумом, который подобен срединному зубцу 1 сегмента тела и дополняет собой срединный ряд возвышений. Нижний край головы с валиком, без зубцов. Глаза небольшие, выпуклые, черные, почковидные или яйцевидные.

Антенны 1 более чем в 4 раза короче тела и лишь немного длиннее антенн 2. В последних антеннальный конус длиннее 3 членика стержня, изогнут, направлен вниз и практически прижат к базальному (вздутому) членику; 4 и 5 членики цилиндрические, жгут немного короче 5 членика стержня. Коксальные пластинки 1 пары небольшие, изогнутые вперед; нижне-передний угол в виде плавно округленной лопасти, достигающей уровня глаза; нижний край без заметной вырезки. Коксы 2 и 3 удлиненные, четырехугольные, с почти ровным нижним краем; кокса 5 пятиугольная, с

коротким нижним краем и тупым, направленным в сторону зубцом на боковой поверхности. Гнатоподы с сильно расширенными ладонями.

Переоподы 6 и 7 почти равной длины, 5 пара заметно короче. Базиподиты равномерно и незначительно суживаются на всем своем протяжении, в 7 паре несколько сильнее – в нижней трети, длина в 2,5 раза превышает максимальную ширину. Эпимеральные пластинки 2 и 3 широкие, их нижне-задние углы тупые, но хорошо выраженные. Уроподы 1 и 2 с короткими ветвями, несущими лишь апикальные шипы. В уроподах 3 ветви равной длины, несут перистые щетинки на внутренних сторонах и более короткие простые – на наружных (по А.Я. Базикаловой, уроподы 3 только с простыми щетинками). Тельсон рассечен до половины широкой выемкой, в проксимальной его части имеется срединный киль.

Длина тела до 67 мм. Самцы заметно крупнее самок. Окраска тела грязно-зеленоватая, зеленовато-бурая, зубцы вооружения коричневые, с более светлыми вершинами. На антеннах и конечностях поперечные коричневые перевязи, на теле мелкие крапинки. Только что вышедшая из яиц молодь темно окрашенная.

ЗАМЕЧАНИЯ. Вид характеризуется как чертами, свойственными *Acanthogammarus*, так и целым рядом специфичных особенностей, отличающих его от этого рода. Речь идет об ином характере вооружения тела, очень коротких антеннах 1 относительно длины тела, очень широких ладонях гнатоподов, форме эпимеральных пластинок 2 и 3 (нижне-задний угол заметен) и т.д. Присутствие хорошо развитых, направленных вверх зубцов боковых рядов на сегментах метасомы является, безусловно, признаком рода *Propachygammarus*, к которому я и отношу этот вид (у *Acanthogammarus* боковые ряды в лучшем случае в виде бугорков). Строение антенн, конечностей, 1 коксальной пластинки также говорит в пользу такого объединения. Черты *Propachygammarus* еще ярче выражены у молодых рачков по сравнению со взрослыми. Экземпляры с длиной тела 15 мм (рис. 19) имеют сильно развитые, закругленные на вершинах и изогнутые назад срединные зубцы (у *Acanthogammarus* они либо приостренные, либо треугольные, широкие); краевые зубцы длинные, острые, загнутые назад, сходные с таковыми *P. dryshenkoi* и *P. bicornis*; боковые зубцы на 2 и 3 сегментах метасомы очень длинные, поднимаются от тела вертикально, но крючковидно загнуты вперед. В пределах *Propachygammarus* рассматриваемый вид наиболее близок к *P. bicornis* (кстати, у последнего рострум также образует загнутые длинные рога, только парные). Данный вид является, очевидно, связующим звеном между родами *Propachygammarus* и *Acanthogammarus*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ. Обитает у Ушканьих островов, у западного берега Святого носа, во входной части Чивыркуйского залива и по восточному берегу Северного Байкала от Чивыркуйского залива до ручья Сухого; глубина 3-160 м; грунт – камни, щебень, песок. Отмечено попадание в ловушку (Гаряев, 1901; Месяцев и др., 1922). Самки с выходящей из марсупиума молодью отмечены в августе. По-видимому, *P.*

maximus является аборигеном района Ушканьих островов, расселившимся в прилегающие участки Байкала.

Местонахождение типовых экземпляров неизвестно.

Род *Burchania* Tachteew, gen. n.

Hakonboeckia (part.). Базикалова, 1935, с. 44.

Pallasea (Propachygammarus) (part.). Базикалова, 1945, с. 156. Barnard, Barnard, 1983, p. 480.

В составе рода один вид – *B. meissneri*. Диагнозы рода и вида совпадают.

Burchania meissneri (Bazikalova, 1935)

Рис. 20, 21а

Hakonboeckia meissneri. Базикалова, 1935, с. 4, фиг. 52-60.

Pallasea (Propachygammarus) meissneri. Базикалова, 1945, с. 156-157; табл. XVI, фиг. 2. Barnard, Barnard, 1983, p. 480.

ДИАГНОЗ РОДА И ВИДА. Тело несколько расширено в передней части, с плотной кутикулой. Срединный ряд возвышений в виде едва заметных парных бугорков на сегментах мезо- и метасомы. Боковые ряды также в виде очень слабых бугорков, сдвинутых близко к краевым рядам; последние в виде хорошо развитых треугольных зубцов на 1-6 сегментах мезосомы, на 7 сегменте в виде валиков; реже краевые возвышения уменьшаются и приобретают вид вздутий. Голова сильно выпуклая, покатая, со слабым треугольным рострумом и тупым отростком возле нижнего края; межантеннальные лопасти широкие, спереди срезанные. Членики стержней обеих пар антенн короткие, антеннальный конус отогнут в сторону. Ладони гнатоподов одинаково развиты в обеих парах, узко-миндалевидные. Коксальные пластинки плавно округленные, в 1 паре нижне-передний угол образует направленную вперед лопасть. Переоподы 5 значительно короче, чем 6 и 7; базиподиты равномерно суживаются в дистальном направлении; из прочих члеников карпоподиты самые длинные; когти рудиментарные во всех трех парах. Уроподы короткие, ветви в 1 и 2 парах несут щетинки; шип у основания наружной ветви отсутствует. В уроподах 3 наружная ветвь в 3 раза и более длиннее внутренней, одночленистая или с едва заметным вторым члеником; обе ветви только с простыми щетинками. Тельсон короткий, без шипов, с неглубокой вырезкой.

ЗАМЕЧАНИЯ. Данная форма безусловно далека как от *Hakonboeckia*, так и от *Propachygammarus*, к которым она последовательно относилась прежде. Сходство с *Propachygammarus* ограничивается, пожалуй, хорошим развитием краевого ряда вооружения тела, наличием парных срединных бугорков, получающих у пропахигаммарусов заметно большее развитие, формой коксальных пластинок (похожих на таковые *P. dryshenkoi*) и значительной разницей длин ветвей в уроподах 3. В то же время характернейшие для *Propachygammarus* особенности (крупные, вертикаль-

НО

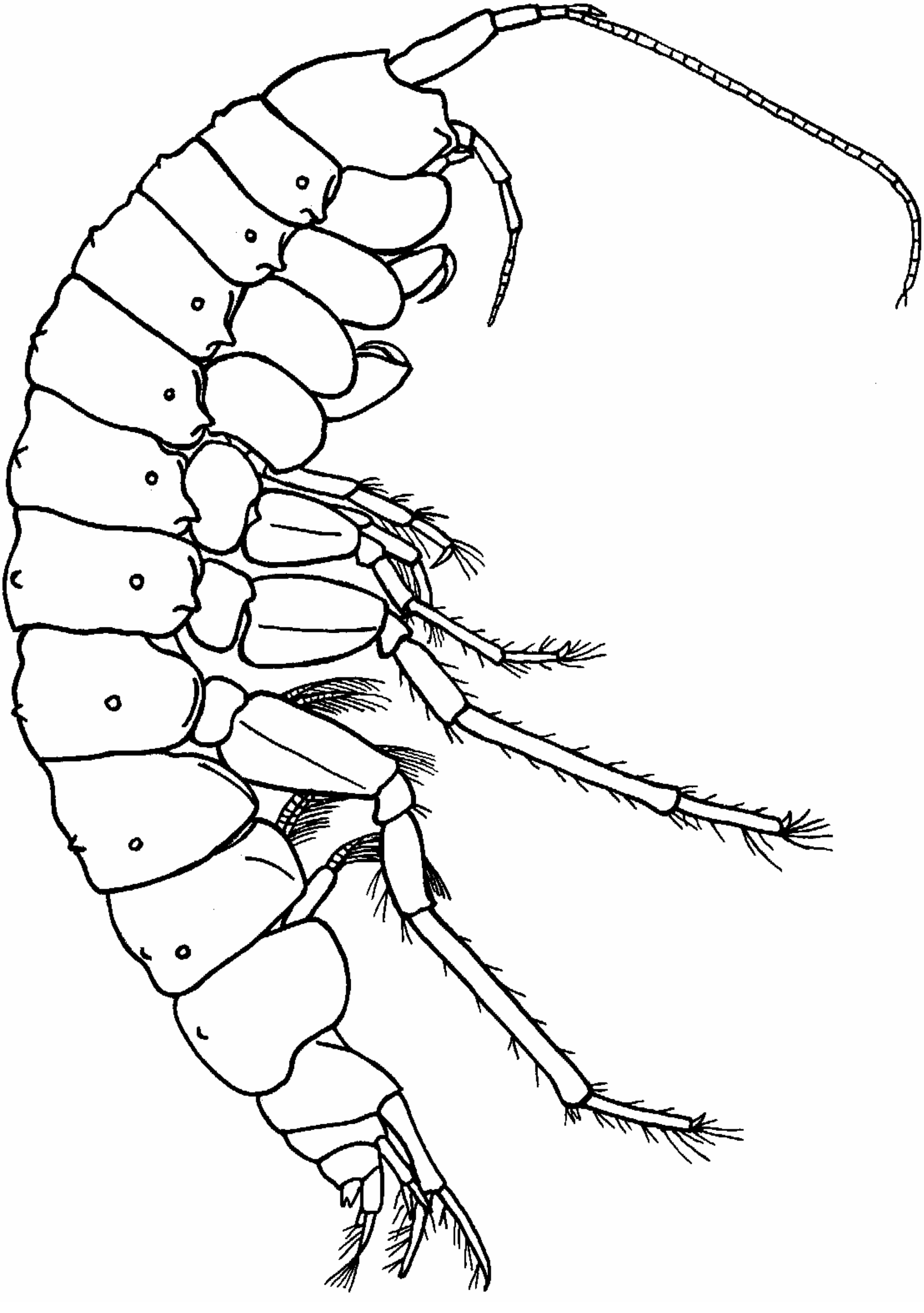


Рис. 20. *Burchania meissneri*

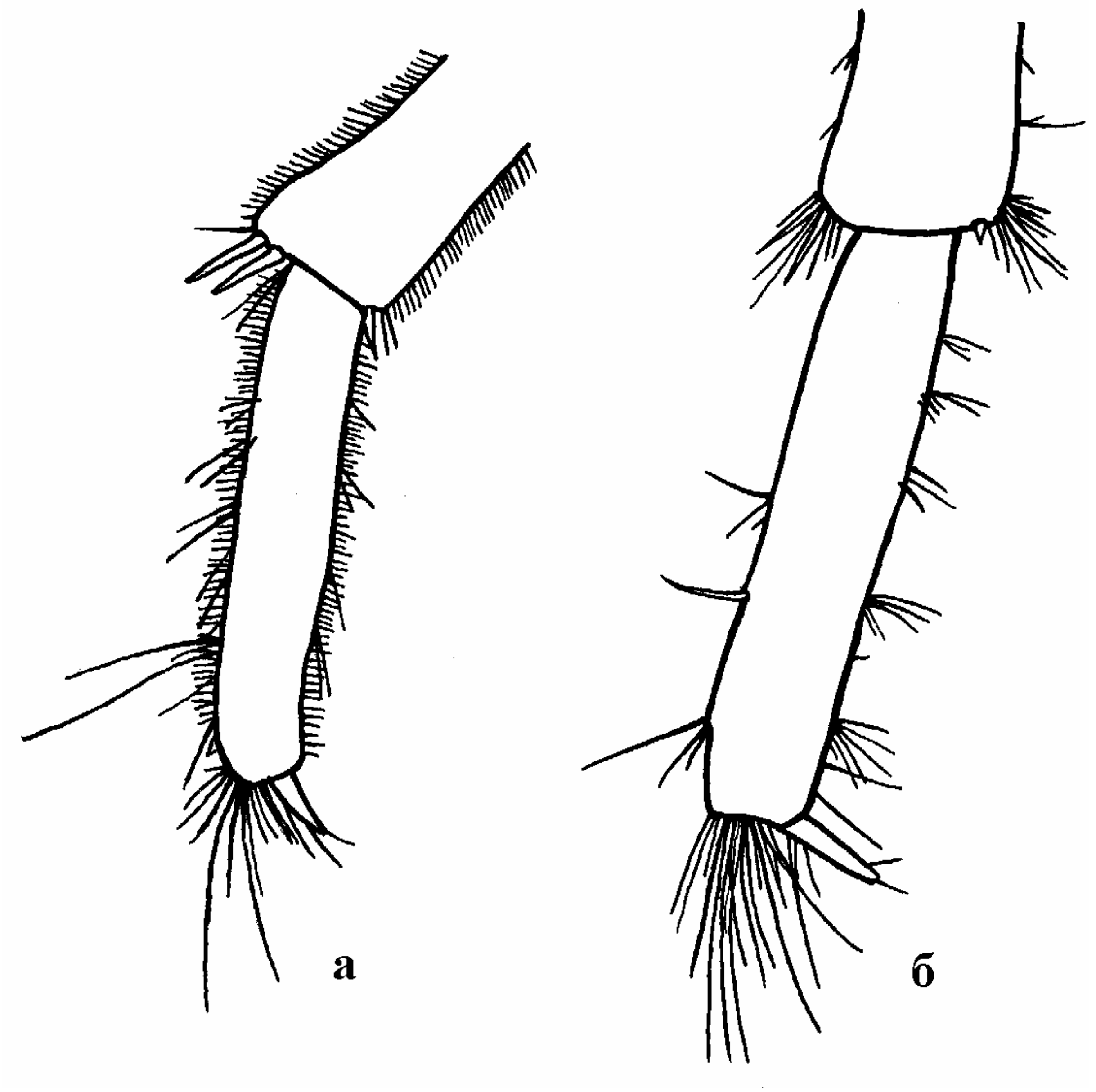


Рис. 21. Строение проподита и когтя переопода 7 у *Burchania meissneri* (а) и *Carinurus belkini* (б).

поставленные боковые зубцы на сегментах метасомы, длинный шип или шиповидный отросток у основания наружной ветви уроподов 1) у *Burchania* отсутствуют.

Новый род наиболее близок к роду *Carinurus*. В пользу этого говорит целый ряд общих черт: устройство антенн (соотношение длин члеников стержней, отогнутый кнаружи антеннальный конус), наличие слабых парных срединных бугорков на мезосоме (как у *C. solskii*, *C. belkinii*; у *C. reissnerii* эти бугорки выражены более четко), хорошо развитый краевой ряд возвышений (см. рис. 20; такой же ряд, только не на шести, а на пяти сегментах, имеется у *C. reissnerii*); округлые коксальные пластинки, из которых 1 пара вытянута вперед; соотношение длин члеников в переоподах задней группы и особенно – сильная редукция когтей (рис. 21); характер

строения уроподов (особенно показателен густой пучок щетинок на конце наружной ветви в 3 паре) и т.д. Кроме того, у *Burchania*, как и у *Carinurus*, очень сильно хитинизированы покровы тела.

Тем не менее, отличающийся в значительной мере характер вооружения тела (прежде всего, отсутствие крупных дорсальных выростов на сегментах метасомы) обусловливает необходимость выделения обсуждаемой формы в отдельный монотипический род.

ЭТИМОЛОГИЯ. В бурятской мифологии Бурхан – грозный бог Байкала, владеющий его глубинами и рыбными запасами.

Филогенетические замечания

Рассматриваемая в настоящем разделе группа родов амфипод распределяется по двум различным таксонам ранга семейства – Pallaseidae и Acanthogammaridae. На мой взгляд, эти два семейства имеют совершенно различный генезис в составе байкальской фауны. В пределах Acanthogammaridae возникло гораздо больше видов, освоивших глубоководную зону озера, чем среди Pallaseidae. Эта разница становится еще более контрастной после изъятия *Propachygammarus* из состава рода *Pallasea* и перенесения его в семейство Acanthogammaridae. Поэтому можно полагать, что байкальские палласеиды в целом исторически более молоды, чем акантогаммариды, и их вселение в формирующийся Байкал произошло *позднее* в сравнении с акантогаммаридами.

Обоснование состава родов, включаемых в Pallaseidae, и их филогенетических взаимоотношений приведено в моих предыдущих работах (Тахтеев, 1994б; Tachteew, 1995). Повторим его основные моменты.

Как отмечено еще А.Я. Базикаловой (1945), роды *Pallasea* и *Poekilogammarus* (прежде всего номинативные подроды того и другого) теснейшим образом связаны друг с другом. Наибольшую близость к *Poekilogammarus* s. str. проявляет *Pallasea baikali*. В отличие от других *Pallasea*, вооружение тела у этого вида развито слабо – имеются только краевые ряды возвышений на сегментах мезосомы. Общий же габитус тела – совершенно как у *Poekilogammarus sukaczewi*, у которого краевые зубцы заменяются вздутиями. Глаза у *P. baikali* круглые, сильно выпуклые – точно как у представителей подрода *Poekilogammarus*. Кроме того, 3-й членик стержня антенны 1 у этого вида по длине равен 2-му, т.е. как у *Poekilogammarus*, тогда как у прочих палласей 3-й членик короче 2-го. Уроподы 3 у *P. baikali* устроены очень близко к таковым *Poekilogammarus*: наружная ветвь лишь чуть-чуть длиннее внутренней, одночленистая, обе ветви несут перистые и простые щетинки, причем внутренняя сторона наружной ветви – только перистые. С другой стороны, у представителей подрода *Poekilogammarus* также имеются признаки, сближающие их с *Pallasea*: ладони гнатоподов у *Poekilogammarus sukaczewi* миндалевидные в обеих парах и одинаково устроенные у обоих полов (для большинства пёкилогаммарусов характерен половой диморфизм по гнатоподам); у *Poekilogammarus pictus* базиподиты

Poekilogammarus pictus базиподиты переоподов 5-7 устроены как у *Pallasea baikali* – длинные, относительно узкие, с длинными щетинками по заднему краю, который в 5 и 6 парах несколько выемчатый.

Можно предполагать, что роды *Pallasea* и *Poekilogammarus* произошли от единого общего предка. Такое заключение вытекает из анализа данных А.Я. Базикаловой (1951а) по онтогенезу амфипод. Этот предок обладал рассеченным тельсоном умеренной длины и уроподами 3 с неравными ветвями, наружная ветвь имела второй членик. У *Pallasea* он сохранился у молодых экземпляров и даже – в рудиментарном состоянии – у взрослых рачков некоторых видов. У *Poekilogammarus* второй членик имеет лишь молодь подрода *Bathygammarus* (очевидно, он первым обособился в пределах рода) и отчасти их взрослые экземпляры. У других подродов он отсутствует на всех стадиях развития, хотя у только что вышедшей из яиц молоди внутренняя ветвь короче наружной, и лишь в ходе роста животного их длина выравнивается, приобретая характерное для пёкилогаммарусов состояние (Базикалова, 1951а).

Упомянутая гипотетическая предковая форма трансформировалась по двум направлениям. У одной филетической линии развивалось вооружение тела, более или менее срастались ветви тельсона, 2-й членик наружной ветви уроподов 3 подвергался лишь частичной редукции, а вооружение уроподов 1 и 2 редуцировалось вплоть до сохранения лишь апикальных шипов. Эта линия привела к роду *Pallasea*. Экологически она специализировалась в основном к типично бентосному и фитофильному образу жизни. Уже от достаточно продвинутых представителей палласей в результате эмиграции из Байкала возник европейско-северосибирский вид *P. quadrispinosa*. Другая линия, приведшая к *Poekilogammarus*, не развивала вооружения тела, характеризовалась удлинением ветвей тельсона, развитием вооружения (только шипов или шипов с щетинками) на уроподах 1 и 2, полной редукцией 2-го членика наружной ветви уроподов 3 (кроме подрода *Bathygammarus*) и обретением равенства обеих ветвей. Экологическая специализация заключалась в основном в переходе к нектобентическому образу жизни.

К подроду *Bathygammarus* рода *Poekilogammarus* примыкает монотипический род *Leptostenus* с видом *L. leptocerus* (Dyb., 1874). Как было показано ранее (Tachteew, 1995, с. 59; Takhteev, 1997, с. 52), он комбинирует в себе морфологические черты батигаммарусов, с одной стороны (и они преобладают), и родов подсемейства Garjajewiinae (*Garjajewia*, *Plesiogammarus*, *Paragarjajewia*) – с другой. На этом основании я высказал предположение об его происхождении путем отдаленной (межродовой) гибридизации. Вид *L. leptocerus* – глубоководный, встречается редко. Однако как показала обработка сборов, сделанных с помощью подводных обитаемых аппаратов «Пайсис» в районе выхода Фролихинского подводного метансодержащего источника (материал предоставлен мне О.А. Тимошкиным), *L. leptocerus* обильно присутствует в этом районе на бактериальных матах. Вероятно, он предпочитает именно такие оригинальные биотопы

(Takhteev, 1997).

К подроду *Onychogammarus* рода *Poekilogammarus* близко примыкает другой монотипический род – *Hakonboeckia*. Относящийся к нему вид *H. strauchii* (Dyb., 1874) имеет уникальное образование – оттянутые вниз и в стороны нижние края 1-5 сегментов мезосомы. Несмотря на это, целый ряд общих черт сближают этот вид с *Poekilogammarus (Onychogammarus) crassimanus* Sow., 1915 (Tachteew, 1995, с. 60). Мы встречали *H. strauchii* только в пробах, в которых имелись макрофиты. Скорее всего, эта форма является более-менее специализированным фитофилом.

Третий монотипический род – *Metapallasea* – наиболее близок к *Poekilogammarus talitrus* (Dyb., 1874) из подрода *Rostrogammarus*. Вид *Metapallasea galinae* Baz., 1959 – мелкая по размерам, нектобентическая и редко встречающаяся форма; ее предложено внести в планирующуюся к изданию Красную книгу Байкальского региона (Тахтеев, 1999в).

Таким образом, к семейству Pallaseidae была отнесена серия близкородственных родов: *Pallasea*, *Poekilogammarus*, *Hakonboeckia*, *Metapallasea*, *Leptostenus*, а также род *Gymnogammarus* с единственным видом *G. macrurus* Sow., 1915, для которого мною был восстановлен первоначальный родовой статус (Tachteew, 1995).

Еще раз коснемся также таксономического положения и родственных связей *Macrohectopus branickii* (Dyb., 1874) – единственной истинно пелагической амфиподы Байкала. А.Я. Базикалова (1945 и др.) рассматривала его, как и всех прочих байкальских амфипод, в составе семейства Gammaridae. Однако планктонный образ жизни наложил настолько сильный отпечаток на внешнее строение этого животного, что еще В.К. Совинский (1915) предлагал установить для него отдельное семейство. Спустя несколько десятилетий это предложение было поддержано Е.Л. Боусфилдом (Bousfield, 1977). Затем целесообразность подобного выделения была обоснована в моих работах (Тахтеев, 1994б; Tachteew, 1995); в ранге отдельного семейства Macrohectopodidae этот вид вошел также в «Атлас и определитель пелагобионтов Байкала…» (Тимошкин и др., 1995) (подробнее см. гл. 1).

Что касается генезиса этого вида, то А.Я. Базикалова (1945) считала, что *Macrohectopus* произошел от *Poekilogammarus*, причем первый отделился от второго «значительно раньше, чем возникли представители подрода *Bathygammarus*». На наш взгляд, это случилось еще раньше (Tachteew, 1995). У самок *Macrohectopus* ладони гнатоподов одинаковой узкоминдалевидной формы, тогда как у самок пёкилогаммарусов они по-разному устроены в 1 и 2 парах (за несколькими исключениями, представляющими собой случаи вторичного изоморфизма). Последние две пары оостегитов у самок *Macrohectopus* еще достаточно широкие (Steele, 1990; Тимошкин и др., 1995), а у пёкилогаммарусов они узкие (Tachteew, 1995), что является более продвинутым признаком. Уроподы 1 макрогектопуса вооружены шипиками и простираются далее конца уроподов 3, тогда как у наиболее близких к нему по жизненной форме подродов *Rostrogammarus* и

Bathygammarus (собственно нектобентические формы, по Тахтееву, 2000б) они несут щетинки и не доходят до конца 3 пары. Если учесть, что и сам *Bathygammarus* обособился в пределах рода достаточно рано (см. выше), то вряд ли вообще *Macrohectopus* произошел от *Poekilogammarus*. Анализ электрофоретических спектров белков (Матёкин и др., 1987) показал значительную близость *Macrohectopus* к *Pallasea*. Поэтому можно предполагать, что он ведет свой генезис от какой-то формы, близкой к общему предку *Pallasea* и *Poekilogammarus*.

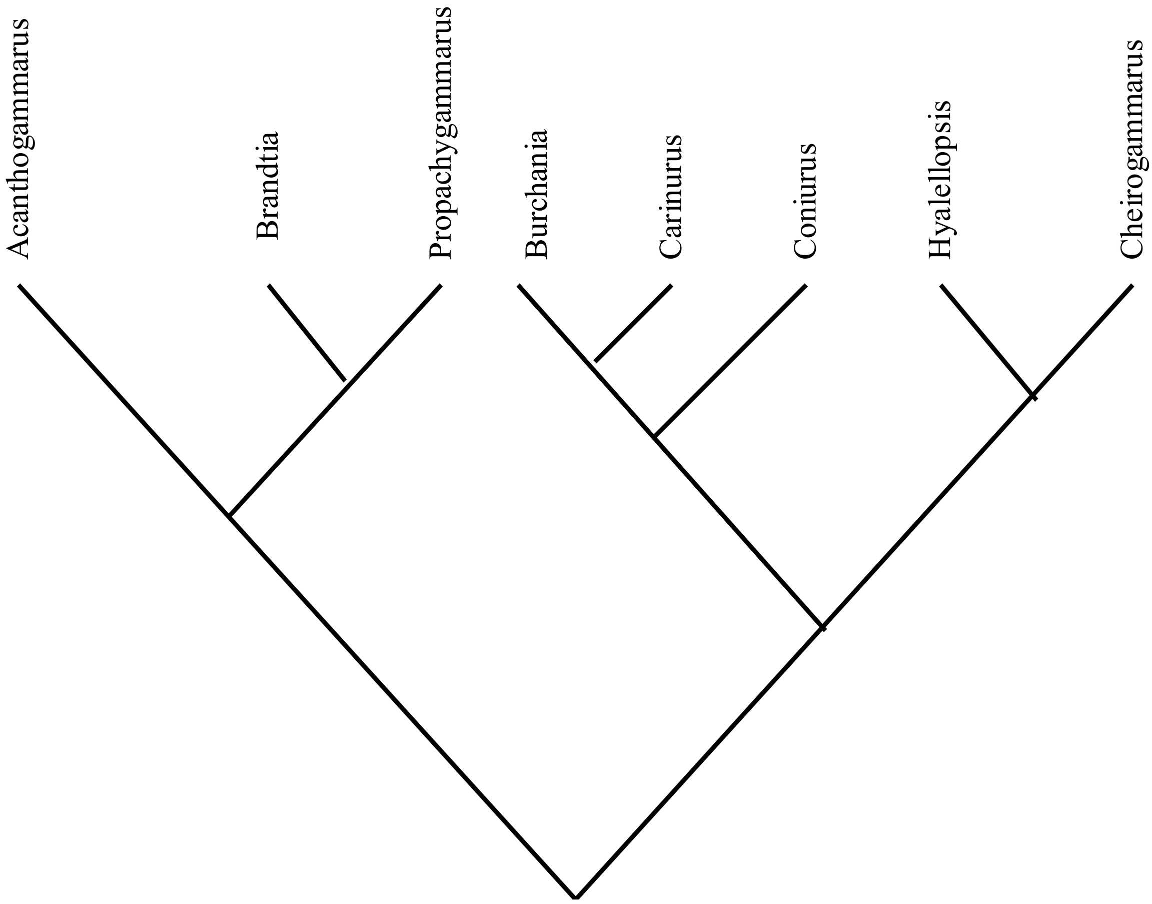


Рис.22. Схема филогенетических взаимоотношений родов подсемейства *Acanthogammarinae*

Как упоминалось в главе 1, недавние работы по секвенированию фрагмента ДНК байкальских амфипод позволили допустить еще большую обособленность *Macrohectopus* и его происхождение непосредственно от предка, общего с пресноводным *Gammarus pulex* (Sherbakov et al., 1998)[4]. На мой взгляд, вряд ли на основе изучения нуклеотидной последовательности одного-единственного гена (кодирующего 18S рРНК) можно делать такие далеко идущие выводы, хотя значительная самобытность мизидопо-

[4] Материал по *G. pulex* был собран в Бельгии.

добного макрогектопуса не подлежит сомнению.

Перейдем теперь к обсуждению родственных связей ревизованных здесь и близких к ним родов, объединяемых в подсемейство Acanthogammarinae. Они представляются следующим образом (рис. 22). Все подсемейство подразделяется на две ветви. Как уже сказано ранее, термин «филогенетическая ветвь» употребляется мною в метафорическом смысле, но не как прямое отображение монофилетического хода эволюции.

Первую ветвь образуют роды *Acanthogammarus* (естественно, наиболее близкий к архетипу всех Acanthogammaridae), *Propachygammarus* и *Brandtia*. При рассмотрении этой ветви возникают затруднения в оценке сравнительной близости друг к другу перечисленных родов. С одной стороны, *Acanthogammarus* и *Brandtia* значительно отличаются друг от друга, относятся к совершенно разным жизненным формам. С другой – в пределах *Propachygammarus* трудно выделить какой-либо вид, который был бы достаточно близким к исходной для рода форме (точнее, к исходному типу строения). Все входящие в него виды имеют хорошо выраженные черты той или иной специализации.

P. dryshenkoi относится к группе глубоководных нектобентических амфипод. Он имеет длину тела до 35 мм, ему свойственна особенность, присущая и некоторым другим представителям этой жизненной формы (как, например, *Paragarjajewia petersii*) – утратившие четкую форму и в значительной степени депигментированные глаза. У *P. dryshenkoi* глаза довольно крупные, неправильно-округлые, в виде белого пятна, в центре которого находится группа красных фасеток; либо же окрашенные в красный цвет фасетки рассеяны по всей площади глаза, и он смотрится в результате бледно-розовым.

Крайне редко встречающийся вид *P. lamellispinis* может быть отнесен, согласно нашей классификации (Тахтеев, 2000б; гл. 4.2.), к экзотической жизненной форме панцирных пелофилов. К ней же относятся представители родов *Burchania*, *Carinurus* и *Coniurus*. Эти рачки, обладающие толстыми покровами тела, живут в верхнем слое мягких донных отложений глубоководной зоны озера; их глаза сильно редуцированы, депигментированы и у фиксированных экземпляров совершенно не заметны. С подобным образом жизни, вероятно, связан и отличный от прочих пропахигаммарусов характер вооружения тела у *P. lamellispinis*, краевые ряды которого на первых пяти сегментах мезосомы представлены не зубцами, а широкими четырехугольными пластинками, протянувшимися во всю длину каждого из сегментов.

P. maximus, имеющий ограниченное распространение в пределах Байкала (Ушканьи острова, побережье Святого Носа, Чивыркуйский залив и ближайшие к нему участки восточного побережья северной котловины), является формой гигантской и, следовательно, эволюционно молодой. Как известно, гигантизм свойственен целому ряду представителей байкальской биоты из различных таксономических групп и является признаком эволю-

ционной продвинутости обладающих им видов, безусловно возникших в самом Байкале в ходе эндемичного автохтонного видообразования. Что касается конкретно *P. maximus*, то он возник, очевидно, недавно (в четвертичный период) в районе, оконтуренном Ушканьими островами и северной частью подводного Академического хребта.

Наконец, крупный и удивительно красивый вид *P. bicornis*, являющийся локальным эндемиком небольшого по глубине пролива Ольхонские ворота, по-видимому, имеет набор узко специфичных адаптаций к обитанию именно в этом, весьма необычном по своим лимнологическим характеристикам участке Байкала. Речь идет о довольно сильном для вод открытого Байкала течении, направленном из Малого моря через Ольхонские ворота в среднюю котловину озера, и о крайне интересных биоценозах, получивших развитие в этих условиях, например, об очень густых и высоких зарослях хары, занимающих дно в центральной части пролива.

Тем не менее, как мне представляется, род *Propachygammarus* можно сблизить в первую очередь с родом *Brandtia*, в понимании объема этого рода А.Я. Базикаловой (1948б). В самом деле, у них обоих довольно сходный план устройства кутикулярного вооружения; так, у одного из видов (*B. margaritae*) даже имеются вертикально поставленные боковые зубцы на всех сегментах метасомы (характерная черта *Propachygammarus*!), а также на 5-7 сегментах мезосомы. Это не значит, конечно, что данная черта унаследована и брандтиями, и пропахигаммарусами от единого предка. Здесь мы сталкиваемся с очевидным примером филогенетического (или близкородственного; см. гл. 4) параллелизма. Также хорошо заметны вертикально стоящие боковые зубцы у *B. insularis*, хотя срединные возвышения у этого вида все же выше боковых. Попутно заметим, что эта форма сильно «изуродована» локальным неоэндемичным видообразованием у Ушканьих островов, эндемиком которых она является; ей свойственно аномально большое количество шипов на голове, антеннах и зубцах кутикулярного вооружения тела. У наиболее близкого к *B. insularis* виду *B. latissima* (с рядом подвидов) боковые возвышения на метасоме слабо заметны и представлены бугорками, а также сильно развит срединный ряд; но загнутый вверх рострум свидетельствует о сходстве с *P. maximus*. Более того, цепкие, с длинными когтями конечности *B. latissima* напоминают таковые у *P. dryshenkoi*, хотя и короче, чем у последнего. Такие же цепкие конечности имеются у *B. parasitica*. Интересно также, что у вида *B. armata* на всех сегментах тела боковые зубцы преобладают по длине над срединными и при этом наиболее развиты на 5-7 сегментах мезосомы и 1-3 сегментах метасомы; правда, в отличие от зубцов *B. margaritae*, они тупые, обильно покрытые вторичными шипами.

Далее, А.Я. Базикалова (1948б) однозначно отметила, что вышедшая из марсупиумов молодь *Propachygammarus maximus* показывает близкое родство с родом *Brandtia*: у нее боковые вертикальные зубцы развиты еще очень слабо – в виде конических бугров на сегментах метасомы, а краевые выросты на 1-6 сегментах мезосомы практически равной длины (зубец 5

сегмента лишь позже вырастает крупнее прочих), а на 7 сегменте – лишь немного короче. Общий габитус тела и форма рострума новорожденной молоди *P. maximus* – как у *Brandtia latissima*. У подросшей молоди это сходство исчезает благодаря сильному (значительно сильнее, чем у взрослых крупных особей) развитию зубцов вооружения тела (см. рис. 19).

Таким образом, *Brandtia* и *Propachygammarus* довольно близки между собой и несколько отдалены от *Acanthogammarus*. В пользу единства всей рассмотренной ветви можно отметить, что глаза у представителей *Brandtia* типично акантогаммаридные – темные, выпуклые, почковидной или овальной формы, а голова и рострум у некоторых видов этого рода (*B. armata*, *B. margaritae*) не несут шипов и также имеют исходный для акантогаммарид тип строения.

Вторая ветвь подсемейства Acanthogammarinae охватывает роды *Burchania*, *Carinurus*, *Coniurus*, *Hyalellopsis* и *Cheirogammarus* (см. рис. 22). Первые два из них, как уже отмечалось, очень близки друг к другу; основное их различие – отсутствие у *Burchania* развитых срединных возвышений на метасоме, свойственных *Carinurus*. Представители *Coniurus* обладают развитыми срединными возвышениями на сегментах уросомы и также примыкают к двум первым родам. Причем из *Coniurus* вид *C. radoschkowskii* наиболее близок к группе *Carinurus* – *Burchania*. Вид, являющийся типовым для этого рода – *C. palmatus*, отстоит от нее несколько дальше; у него сильнее, в сравнении с *C. radoschkowskii*, развиты когти, базиподит переопода 7 образует спускающуюся вниз лопасть, коксальная пластинка 1 имеет вырезку на нижнем крае, длина антенн относительно длины тела сильно уменьшается и т.д. Синапоморфией всего рода *Coniurus* можно считать антеннальный конус, подогнутый вниз, ко второму (вздутому) членику стержня антенны 2. Кроме того, краевые ряды возвышений у видов этого рода представлены буграми или вздутиями, но никогда – зубцами. Тем не менее, все три рода (*Burchania*, *Carinurus* и *Coniurus*) принадлежат к одной жизненной форме – панцирных пелофилов (Тахтеев, 2000б; см. также гл. 4.2.).

В роде *Hyalellopsis* также имеются виды, относящиеся к этой жизненной форме (в подроде *Boeckaxelia*: *H. carpenterii* с подвидами, *H. potanini*), а также обитатели чистых и заиленных песков, хотя большая часть представителей этого рода может быть отнесена к вооруженным ходячим литофилам (Тахтеев, 2000б; гл. 4.2.). *Hyalellopsis* несколько более отдален от трех только что рассмотренных родов. Однако у различных его представителей проявляются те или иные черты, общие с *Coniurus* или *Carinurus*, которые носят характер филогенетических параллелизмов: сильная кутикуляризация покровов, широкие базиподиты задней группы переоподов, закругленные коксальные пластинки, значительно укороченные уроподы 3 (в предельном случае – рудиментарные) и т.д. Многочисленные параллелизмы обнаруживаются в вооружении тела. Так, у некоторых *Hyalellopsis* возвышения срединного ряда, как и у *Coniurus*, наибольшее развитие получают на уросоме, либо поперек сегментов мезо- и метасомы проходят

кутикулярные ребра, подобные таковым у видов рода *Carinurus*. Иногда (*Hyalellopsis depressirostris*) сегменты тела несут слабо выраженные двойные срединные бугорки, какие имеются у *Carinurus* и родственной ему *Burchania*. Род *Hyalellopsis* нуждается в ревизии, поэтому пока трудно указать, какие из входящих в него видов наиболее близки по совокупности всех морфологических особенностей к исходному архетипу рассматриваемой группы и всего подсемейства Acanthogammarinae.

Наконец, что касается монотипического рода *Cheirogammarus*, то его надо считать либо очень близким к *Hyalellopsis*, либо вообще объединить с последним. Единственный вид рода – *Ch. inflatus* – известен всего по двум находкам, из которых достоверна только первая. Это один экземпляр (голотип), описанный В.К. Совинским (1915) из района напротив губы Сосновка (Северный Байкал) с глубины 790 м. Данный экземпляр, хранящийся в Институте зоологии НАН Украины, находится в весьма плохом состоянии: расчленен на части, 3-й сегмент уросомы утерян. Тем не менее, очевидно, что он обладает рядом характернейших черт рода *Hyalellopsis*: значительно расширенное тело, слабо выраженные срединные кили, сильно выдающиеся вперед межантеннальные лопасти головы, очень выпуклые глаза. Примечателен также треугольный рострум с отогнутым вверх краем, который свойственен части видов *Hyalellopsis*. Другая находка *Ch. inflatus* упомянута в работе В.Ч. Дорогостайского (1936): 1 экземпляр из Баргузинского залива (глубина 240 м, мелкий серый песок). Разыскать его и проверить правильность определения мне не удалось.

2.2. К систематике рода *Parapallasea* Stebbing, 1899

Таксономический обзор

В состав рода *Parapallasea* А.Я. Базикалова (1945) включала 4 вида и 2 подвида, причем описанный В.П. Гаряевым (1901) вид *P. nigra* (Garj., 1901) переместила в *Parapallasea* из рода *Pallasea*, не имея собственного материала по этому виду и используя лишь первоописание и рисунки В.П. Гаряева.

Дж.Л. и Ч.М. Барнарды (Barnard, Barnard, 1983) выделили вид *P. puzyllii* (Dyb., 1874) с подвидом *P. puzyllii carinulata* Dor., 1922 в отдельный род *Palicarinus*. Обосновано это, по их мнению, следующими особенностями этих двух форм: тельсон рассечен до основания; второй членик наружной ветви уроподов 3 значительно развит; базиподиты переоподов 5-7 с несколькими длинными щетинками; придаточный жгутик значительно укорочен; характер дорсального вооружения тела отличается от такового у *Parapallasea* (с. 478).

На мой взгляд, все эти особенности никак не имеют характера отличий родового уровня. Тельсон у различных видов *Parapallasea* рассечен от ½ до основания или почти до основания, т.е. этот признак не носит

качественного характера; к тому же у некоторых других родов амфипод (например, у *Pallasea*; см. раздел 2.1.) степень развития выемки тельсона варьирует еще сильнее – от полного или почти полного отсутствия до полного или почти полного рассечения. То же касается и степени развития второго членика наружной ветви уроподов 3; например, у разных видов рода *Eulimnogammarus* этот членик может быть либо длинным, либо коротким, иногда он едва заметный, рудиментарный или вообще отсутствует. Еще можно согласиться с тем, что само по себе наличие или отсутствие второго членика в ряде случаев может служить критерием отнесения видов к разным родам, но никак не длина этого членика. К тому же на имеющемся у меня материале я вообще не увидел существенных различий по длине второго членика между номинативным подвидом *P. puzyllii* и другими видами *Papapallasea*. Относительно длинных щетинок на базиподитах переоподов – вообще непонятно, о чем идет речь; в диагнозе *Palicarinus* его авторы упоминают наличие нескольких длинных щетинок на конце базиподита (few long posterior setae). Однако такие щетинки на нижне-заднем углу базиподитов 5-7 пар встречаются у представителей многих родов байкальских амфипод. Придаточный жгутик у *P. puzyllii* включает от 3 до 7 члеников, тогда как у *P. lagowskii* и *P. borowskii* до 8-10 члеников (Базикалова, 1945), что представляется совершенно несущественной разницей, и не может быть речи об его «существенном укорочении». Наконец, общий план строения кутикулярного вооружения в принципе един с другими видами *Parapallasea*; оно представлено значительно развитыми выростами боковых рядов, расположенных совершенно аналогично таковым у *P. lagowskii*, только более длинными и более плоскими; при этом у *P. puzyllii puzyllii* задние углы боковых килей оттянуты назад, чем еще больше напоминают *P. lagowskii*. Для сравнения заметим, что различия в строении вооружения у *P. borowskii* и *P. lagowskii* ничуть не меньше, чем у *P. lagowskii* и *P. puzyllii*.

По всей видимости, авторы монографии по пресноводным амфиподам не имели в своем распоряжении материала по *P. puzyllii*, поскольку после сравнения устанавливаемого ими рода *Palicarinus* с *Parapallasea* они замечают: “Like *Gammarus* but body teeth compartmented” (с. 478). Думается, что после просмотра экземпляров *P. puzyllii* никому не пришло бы в голову сближать и сопоставлять этот вид с «классическим» родом *Gammarus*.

Таким образом, я считаю необходимым оставить *P. puzyllii* в составе рода *Parapallasea*.

Другой момент, связанный с этим видом, заключается в установлении синонимии *Parapallasea nigra* (Garj., 1901) и *P. puzyllii carinulata* Dor., 1922. Первая форма была описана В.П. Гаряевым (1901) по 2 экземплярам из Чивыркуйского залива и характеризовалась темно-коричневой, почти черной окраской тела и белыми глазами. В дальнейшем *P. nigra* не была найдена ни одним автором. Вторая форма описана В.Ч. Дорогостайским (1922) по сборам у мыса Облом (Селенгинский район); для нее характерна кирпично-красная окраска тела. При прочтении описаний *P. nigra* и *P. pu-*

puzyllii carinulata невозможно уяснить, чем все-таки различаются эти две формы, за исключением прижизненной окраски и меньшей длины тела у *P. nigra*. Последняя особенность не должна нас смущать, поскольку на массовом материале по *P. puzyllii carinulata* мы неоднократно наблюдали существенные различия в размерах тела половозрелых особей[5]. Что касается окраски живых амфипод, то при сборах материала в Чивыркуйском заливе нам неоднократно попадались как кирпично-красные, так и темно-коричневые особи *P. puzyllii carinulata*. Последние при взгляде с достаточного расстояния выглядят иногда почти черными. На фоне темной окраски тела у них заметен светлый пигмент, разделяющий глазные фасетки, вследствие чего глаза у живых особей смотрятся беловатыми. При фиксации этот светлый пигмент разрушается, а фасетки остаются темными в сравнении с потерявшим пигментацию телом. Поэтому указание В.П. Гаряева (1901) на белые глаза у *P. nigra* наверняка относилось к живым особям. К тому же на рисунке в его работе (табл. II, рис. 21) глаз изображен темным, каким он становится у фиксированных рачков.

При тщательном морфологическом сравнении темно-коричневой формы с кирпично-красной (последняя взята как из Чивыркуйского залива, так и из Селенгинского района) практически никаких различий между ними выявить не удалось. Возможно, эти различия имеются на генетическом уровне. Распознать же упомянутые формы на фиксированном материале совершенно невозможно. Поэтому я считаю, что под названиями *P. nigra* и *P. puzyllii carinulata* описана одна и та же форма, являющаяся подвидом *P. puzyllii*. Приоритет имеет первое название (хотя второе более употребительно в литературе), и потому данный подвид должен называться *P. puzyllii nigra*.

Недавно во время погружений с аквалангом у Верхнего изголовья полуострова Святой Нос П. Рёпсторф выловил на малых глубинах интереснейший экземпляр *Parapallasea* и предоставил его в мое распоряжение. Он был отнесен к виду *P. borowskii*, однако оригинальный характер устройства вооружения и ряд других морфологических особенностей позволяют считать его новым подвидом, получившим название *P. borowskii sitnikovae*.

Как было показано выше, при рассмотрении рода *Pallasea* (см. гл. 2.1.), вид *Pallasea meyerii* (Garj., 1901) признан младшим синонимом *Parapallasea lagowskii* (Dybowsky, 1874).

В завершение этого обзора отметим, что один из неописанных видов Б.И. Дыбовского, хранящийся в Гамбургском музее (Andres, Lott, 1977) под названием *Gammarus michaelii* Dyb. (nomen nudum, № 21660, 1 экз., маркирован как тип) оказался полностью идентичным *Parapallasea lagowskii*.

---

[5] То же самое наблюдается и у некоторых других видов, например, у *Garjajewia cabanisii*, у которой даже в одном траловом сборе отмечались две морфы – «крупная» и «мелкая» (Баргузинский залив, глубина 670 м).

Итак, после ревизии в составе рода *Parapallasea* насчитывается 3 вида и 3 подвида.

Род *Parapallasea* Stebbing, 1899

Parapallasea. Stebbing, 1899, p. 429. Stebbing, 1906, S. 497. Совинский, 1915, с. 284. Дорогостайский, 1922, с. 137. Базикалова, 1945, с. 182. Bousfield, 1977, p. 292.

Pleuracanthus. Гаряев, 1901, с. 40.

Parapallasea + *Puzylli* + *Nigro*. Dybowski, 1924, S. 67, 71. Dybowski, 1927b, S. 685-687. Dybowski, 1927c, S. 65, 73.

Parapallasea + *Palicarinus*. Barnard, Barnard, 1983, p. 477, 481. Камалтынов, 1992, с. 29, 30.

Типовой вид – *Gammarus lagowskii* Dybowsky, 1874. Впервые обозначен Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924), но не А.Я. Базикаловой (1945), вопреки указанию Р.М. Камалтынова (1992).

ДИАГНОЗ. Крупные формы. Тело высокое, сдавленное с боков, обычно более-менее согнуто, с прочной кутикулой. Срединный ряд возвышений отсутствует или в виде едва заметных бугорков. Боковые ряды представлены на сегментах мезо- и метасомы хорошо развитыми зубцами или плоскими, сжатыми с боков килями; на сегментах уросомы – низкими килями или буграми, снабженными вторичными шипами. Краевые ряды в виде вздутий. Голова дорсально выпуклая; рострум слабый, иногда почти не выраженный; глаза небольшие, почковидные или округлые, располагаются отчасти или полностью на межантеннальных лопастях. Придаточный жгутик антенны 1 многочленистый. Коксальные пластинки 1-4 высокие, языковидные, с плавно округленными углами. Переоподы 5-7 с суженными книзу базиподитами. В уроподах 3 наружная ветвь с очень маленьким, часто едва заметным вторым члеником, внутренняя менее чем вдвое короче наружной. Тельсон рассечен до или почти до основания, вырезка узкая в проксимальной части и широкая в дистальной.

Ключ для определения видов и подвидов рода *Parapallasea*

1 (7) Боковые ряды возвышений имеют вид зубцов. Задний край базиподита переопода 7 вогнутый, значительно суживается в проксимальной половине.

2 (3) Боковые ряды возвышений представлены острыми зубцами на всех сегментах мезо- и метасомы. Глаза очень маленькие, округлые, беловатые у живых особей, у фиксированных обесцвеченные . . . . *P. lagowskii* (Dyb.)

3 (2) Боковые ряды возвышений на первых двух сегментах мезосомы отсутствуют или представлены лишь вздутиями. Глаза более крупные, овальные или почковидные, заметно выпуклые, пигментированные у живых и часто также у фиксированных особей.

4 (5, 6) Боковые ряды возвышений на 1-2 сегментах мезосомы в виде вздутий, на 3-4 – в виде низких тупых зубцов, на 5-6 – в виде более высо-

ких, толстых и тупых, загнутых вперед зубцов (рис. 26) . . . . *P. borowskii sitnikovae* subsp. n.

5 (4, 6) Боковые ряды возвышений отсутствуют на 1-4 сегментах мезосомы, на 5 и 6 сегментах – в виде приостренных на вершине зубцов, чаще всего загнутых вперед (рис. 23) . . . . *P. borowskii borowskii* (Dyb.)

6 (4, 5) Боковые ряды возвышений отсутствуют на 1-5 сегментах мезосомы, на 6-7 сегментах мезосомы и сегментах метасомы – в виде направленных назад, приостренных к вершине зубцов, никогда не загибающихся вперед (рис. 25) . . . . *P. borowskii wosnessenskii* Dor.

7 (1) Боковые ряды возвышений представлены длинными, невысокими, плоскими килями. Задний край базиподита переопода 7 выпуклый или прямой, значительно суживается в дистальной трети.

8 (9) Задние углы килей заострены . . . . *P. puzyllii puzyllii* (Dyb.)

9 (8) Задние углы килей закруглены . . . . *P. puzyllii nigra* (Garj.)

Parapallasea borowskii borowskii **(Dybowsky, 1874)**

Рис. 23, 24

Gammarus borowskii + var. *dichrous* et subvar. *abyssalis*. Dybowsky, 1874, S. 40, 139-140; Taf. II, Fig. 3.

Parapallasea borowskii. Stebbing, 1899, p. 429. Stebbing, 1906, S. 498. Совинский, 1915, с. 284-285, 365, рис. 291-294. Дорогостайский, 1922, с. 137-138. Базикалова, 1945, с. 183-184. Barnard, Barnard, 1983, p. 482, fig. 19P. Тахтеев, Механикова, 1996, с. 41, 44.

Pleuracanthus borowskii + var. *dichrous* et subvar. *abyssalis*. Гаряев, 1901, с. 42-43.

Parapallasea borowskii + var. *dichrous* et var.(?) *abyssalis*. Dybowski, 1927b, S. 686. Dybowski, 1927c, S. 74.

ДИАГНОЗ. Боковые ряды возвышений на 1-4 сегментах мезосомы отсутствуют, на 5-7 сегментах мезосомы и всех сегментах метасомы в виде зубцов с приостренной вершиной, на 5 и 6 сегментах обычно загнутых вперед или отогнутых в стороны. Голова спереди слабо покатая, с коротким шлемовидным рострумом; глаза умеренно выпуклые, удлиненно-овальные, косо поставленные, обычно темные, реже слабо пигментированные или выцветшие (но даже в этом случае хорошо заметные). Антенны 1 длиннее половины длины тела и вдвое длиннее антенн 2; стержни в обеих парах с длинными члениками, базальный членик стержня в 1 паре заметно длиннее головы. Передний край 1 коксальной пластинки невысокий, без выемки и выдающейся вперед лопасти. Базиподиты переоподов 5-7 одинаково устроены во всех трех парах, последовательно увеличиваются в размерах, наиболее широкие в самой верхней части, резко суживаются в проксимальной трети; в дистальной половине крыловидный край почти не развит. Когти длинные, стройные. Уроподы 1 и 2 только с шипами. Уроподы 3 с длинными ветвями, несущими густые перистые щетинки с обеих сторон, среди которых имеются простые щетинки и шипы, внутренняя ветвь немного (на 1/5) короче наружной, иногда почти равна ей. Ветви тельсона широкие, соприкасаются своими внутренними сторонами в проксимальных 2/3, в дистальной трети сильно срезаны изнутри, вершина сдвинута ко внешнему краю. Окраска живых особей варьирует от ярко-

оранжевой до желтовато-белой, бледнеет с увеличением глубины.

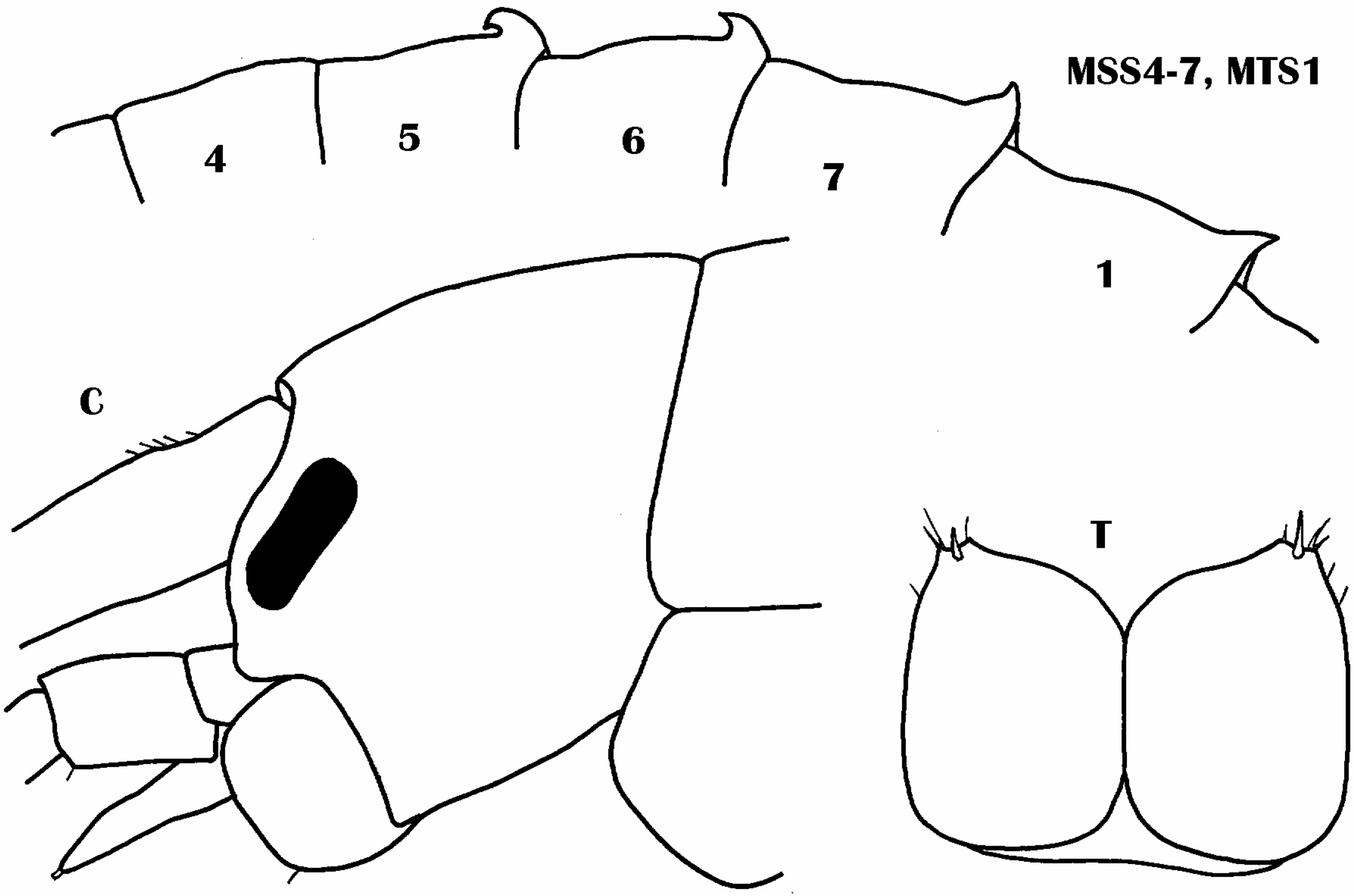


Рис. 23. *Parapallasea borowskii borowskii*

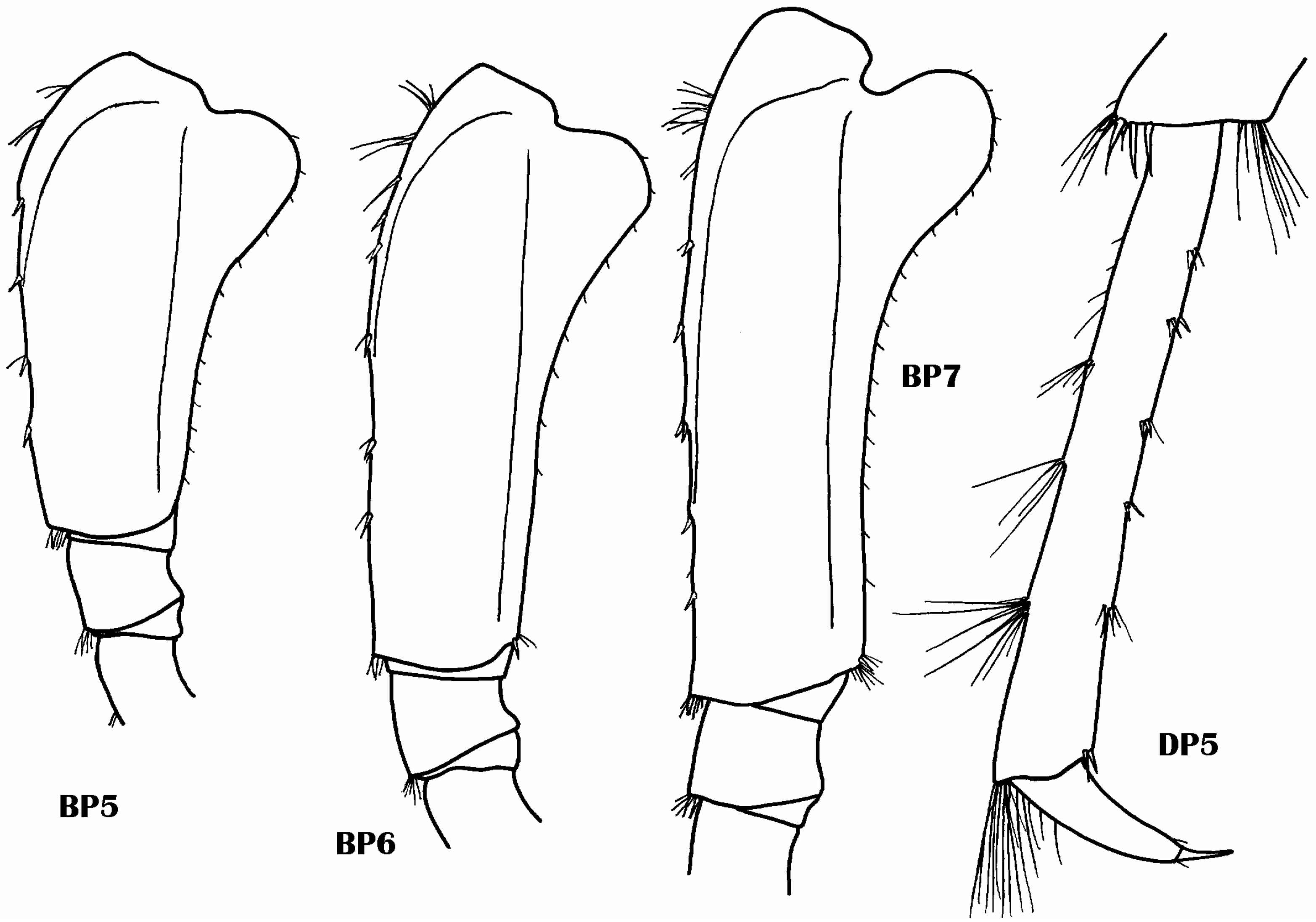


Рис. 24. *Parapallasea borowskii borowskii*

ЗАМЕЧАНИЯ. Б.И. Дыбовский (Dybowsky, 1874) различал две разновидности этого вида – var. *dichrous* et subvar. *abyssalis*. Рисунков он не привел. Для var. *dichrous* указаны лишь отличия в окраске (грязно-фиолетовые сегменты тела с роговидно-желтыми краями; мне ни разу не довелось встречать особей подобной окраски) и более сильно загнутые вперед первые две пары боковых зубцов. Просмотр синтипов *P. borowskii* var. *dichrous* из коллекции Зоологического института и Зоологического музея Гамбургского университета (5 экз., № 21585) и сравнение их с синтипами типичной формы (5 экз., № 21624) показали отсутствие второй из упомянутых отличительных особенностей у var. *dichrous*, хотя она должна, в отличие от окраски, сохраняться у спиртовых экземпляров. Более того, если у синтипов номинативной формы зубцы на 5-6 сегментах мезосомы поставлены примерно вертикально, то у части экземпляров var. *dichrous* они даже немного пригнуты назад. Таким образом, в фиксированном состоянии вариетет *dichrous* отличить совершенно невозможно. Мы не придаем ему никакого таксономического статуса.

То же самое можно сказать и о subvarietas *abyssalis*. Эта разновидность, по-видимому, лежит в пределах модификационной изменчивости номинативной формы. Экземпляр *P. borowskii* subvar. *abyssalis*, хранящийся в Берлинском музее (♂ 36,0 мм, № 4 090), характеризуется: довольно короткими, не загнутыми вперед боковыми зубцами 5-6 сегментов мезосомы; сравнительно более тонкими и длинными члениками стержней антенн 1 и 2, а также уроподами всех пар; более четко выраженным (в сравнении с большей частью особей типичной формы) нижне-задним углом 4 коксальной пластинки и 2-3 эпимеральных пластинок; более вертикально (менее косо) поставленными глазами, с бóльшим вертикальным диаметром, чем у типичных экземпляров; при этом глаз белый, но заметный. Кроме того, в уроподах 3 наружная ветвь почти на треть длиннее внутренней (у типичной формы соотношение варьирует от примерно такого же до почти равной длины ветвей, чаще всего разница длин – 1/5), а длина уроподов 3 относительно длины тела у морфы *abyssalis* также больше, чем у типичной. Б.И. Дыбовский указал также на относительно более тонкие и длинные переоподы; на берлинском экземпляре это не заметно.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: весь Байкал, глубина 10-1176 м, грунты – ил, илистый песок, глина, реже камни и чистый песок; вылавливается тралами довольно часто, но всегда в небольшом количестве (Базикалова, 1945; Тахтеев, Механикова, 1996).

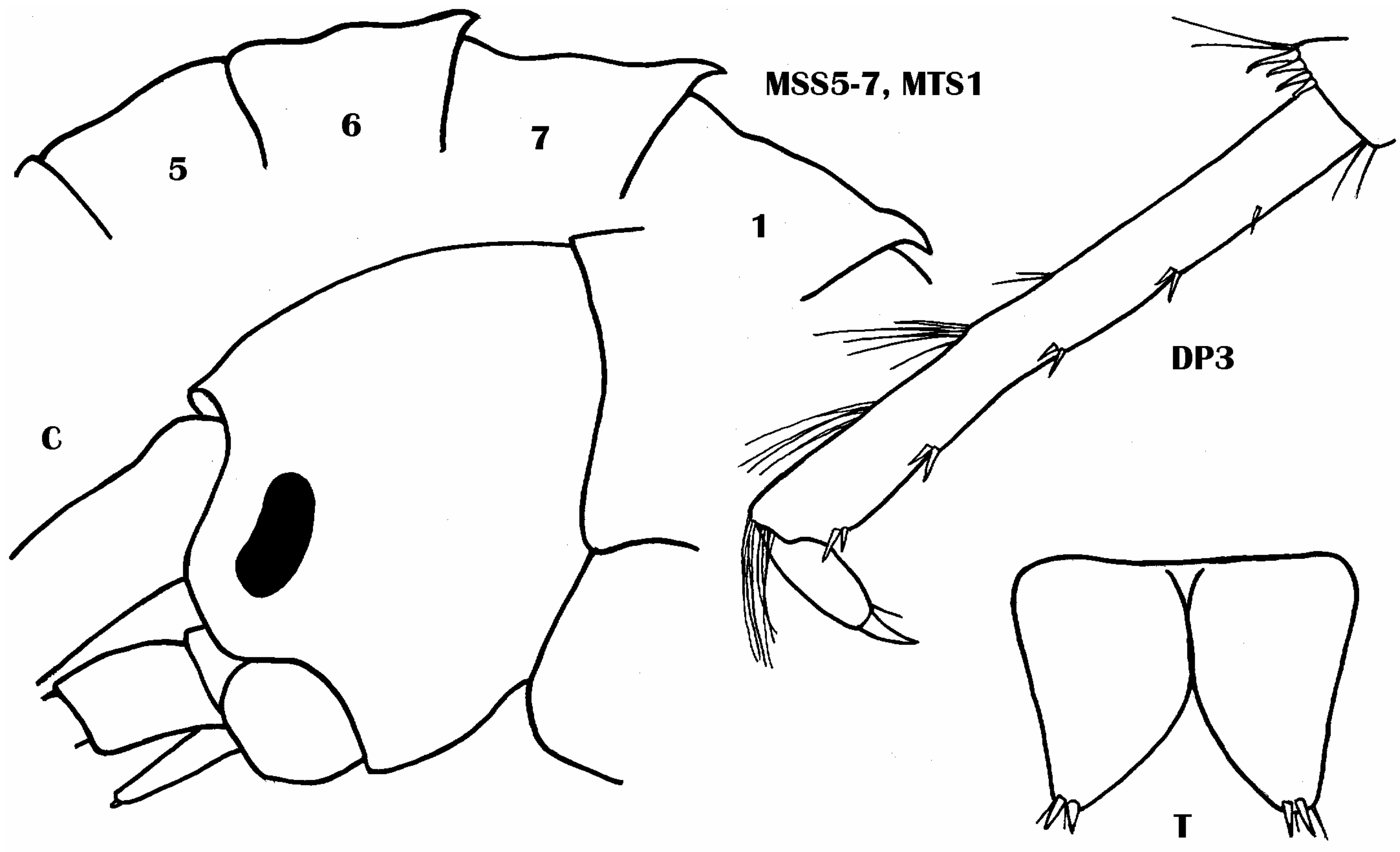


Рис. 25. *Parapallasea borowskii wosnessenskii* (из материала В.Ч. Дорогостайского, 1916 г.)

Parapallasea borowskii wosnessenkii Dorogostajsky, 1922

Рис. 25

Parapallasea wosnessenskii. Дорогостайский, 1922, с. 138-140; табл. 1, рис. 2; табл. 2, рис. 10.

Parapallasea wozniessieńskii. Dybowsky, 1927b, S. 687.

Dawydowi wozniessieńskii. Dybowsky, 1927b, S. 686.

Parapallasea borowskii wosnessenskii. Базикалова, 1945, с. 184-185. Barnard, Barnard, 1983, p. 482.

ДИАГНОЗ. Боковые ряды возвышений отсутствуют на 1-5 сегментах мезосомы; иногда на 5 сегменте они имеются в виде слабых валиков или вздутий ближе к заднему краю (но не в виде зубцов); на 6-7 сегментах мезосомы и всех сегментах метасомы представлены зубцами, всегда направленными назад и менее приостренными, чем у номинативной формы. Голова заметно покатая в передней трети. Рострум, глаза, кокса 1 – как у номинативной формы. Антенны длиннее, чем у нее, 1 пара составляет 4/5 длины тела, членики стержней также более длинные. Базиподиты переоподов 5-7 по форме – как у *P. borowski borowskii*, но короче в длину; когти более толстые и короткие (ср. рис. 24 и 25). Уроподы 1 и 2 с шипами. В уроподах 3 внутренняя ветвь на 1/3-2/5 короче наружной, второй членик последней рудиментарный. Ветви тельсона срезаны изнутри в дистальной половине.

Прижизненная окраска очень контрастная; средняя часть члеников стержней антенн 1, гнато-, перео- и уроподов, голова, задняя половина каждого сегмента, передний край коксальных пластинок и уроподы 3 темно-красные; прочие части тела зеленовато-желтые (Дорогостайский, 1922).

ЗАМЕЧАНИЯ. На мой взгляд, по своей морфологии данная форма близка к номинативной и вполне справедливо понижена А.Я. Базикаловой (1945) в ранге от вида до подвида. Между ними имеются и промежуточные вариации, как, например, экземпляр с глубины 30 м из района мыса Покойники; у него боковые зубцы развиты с 5 сегмента мезосомы (как у типичной формы), но не загнуты вперед, а строение тельсона (более глубокая вырезка), базиподитов и когтей переоподов (более короткие) – как у подвида *wosnessenskii*. При этом базиподиты суживаются книзу более плавно, чем у обоих обсуждаемых подвидов.

Такие же морфологические особенности у экземпляра, отловленного на глубине 10 м у мыса Ижимей (камни, песок; аквалангисткий сбор Е.Б. Карабанова); к тому же у него голова значительно покатая в передней трети, что также характерно для подвида *wosnessenskii*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ. Подвид известен пока только из Южного Байкала, вдоль его западного берега от Листвянки до с. Большого Голоустного, с глубин 25-200 м (Базикалова, 1945). В.Ч. Дорогостайский (1922) перечисляет 4 собранных им экземпляра, из них 3 попались в ловушку и 1 – в трал на каменистом грунте. В нашем материале 1 экз. собран в каньоне Жилище, на подводной скале аквалангистом А. Кашиным (глубина 70 м). Скудные данные о находках этого подвида, яркая его окраска, а также короткие толстые когти переоподов свидетельствуют, что он

населяет скальные и каменистые грунты в сублиторали Байкала, которые очень труднодоступны для исследования, и поэтому находки *Parapallasea borowskii wosnessenskii* до сих пор так редки.

Местонахождение типовых экземпляров ни одним автором не указано. В ЗИН РАН имеется 1 экз. из материалов В.Ч. Дорогостайского (24.06.1916, фабрика Сибирякова, глуб. 30 м), который он почему-то не включил в список материала при описании данной формы (Дорогостайский, 1922).

Parapallasea borowskii sitnikovae **Tachteew, subsp. n.**

Рис. 26, 27

ДИАГНОЗ (по голотипу). Боковые ряды возвышений на 1-2 сегментах мезосомы в виде вздутий, на 3-4 – в виде низких, тупых, бугровидных зубцов, на 5-6 – в виде толстых и тупых, загнутых вперед зубцов; на 7 сегменте мезосомы и всех сегментах метасомы – в виде толстых зубцов с отогнутой назад вершиной. Краевые ряды в виде толстых валиковидных вздутий. Голова сильно выпуклая, значительно покатая в передних 2/5; рострум короткий, шлемовидный; межантеннальная лопасть с небольшой вырезкой. Глаза черные, овальные, косо поставленные, их вертикальный диаметр равен диаметру базального членика антены 1. Последний довольно толстый, лишь немного длиннее головы. Антенны 1 равны 3/5 длины тела, чуть менее чем вдвое длиннее антенн 2; в главном жгуте 59 члеников, в придаточном 8. В антенне 2 антеннальный конус тупой, равен длине 3 членика стержня, в жгуте 13-14 члеников. Передний край коксы 1 без вырезки и выдающейся вперед лопасти, но значительно выше, чем у других подвидов; нижний край с более четко выраженными углами; кокса 4 со значительно оттянутой назад треугольной лопастью. Базиподиты переоподов 5-7 более широкие и более плавно суженные дистально, чем у типичной формы, крыловидный край в нижней части довольно развит. Когти всех пар переоподов короткие и толстые на большей части своего протяжения (кроме «наконечника»). Уроподы 1 и 2 только с шипами. В уроподах 3 ветви широкие, внутренняя на 1/6 короче наружной, с коротким, но заметным вторым члеником; обе ветви с обеих сторон несут короткие, как бы ровно подстриженные перистые и простые щетинки и редкие шипы. Тельсон удлиненный, рассечен до основания, ветви соприкасаются внутренними краями только в проксимальной трети, дистально постепенно, но значительно суживаются, на вершинах несут шипы и единичные простые щетинки.

Остатки прижизненной окраски на зафиксированном формалином экземпляре позволяют полагать, что она близка к таковой *P. borowskii wosnessenskii*.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. От других подвидов новая форма легко отличается наличием боковых рядов возвышений на всех сегментах мезосомы (с 3 сегмента они уже развиты хорошо), более высокими коксальными пластинками 1 пары, наличием длинной, оттянутой назад ло-

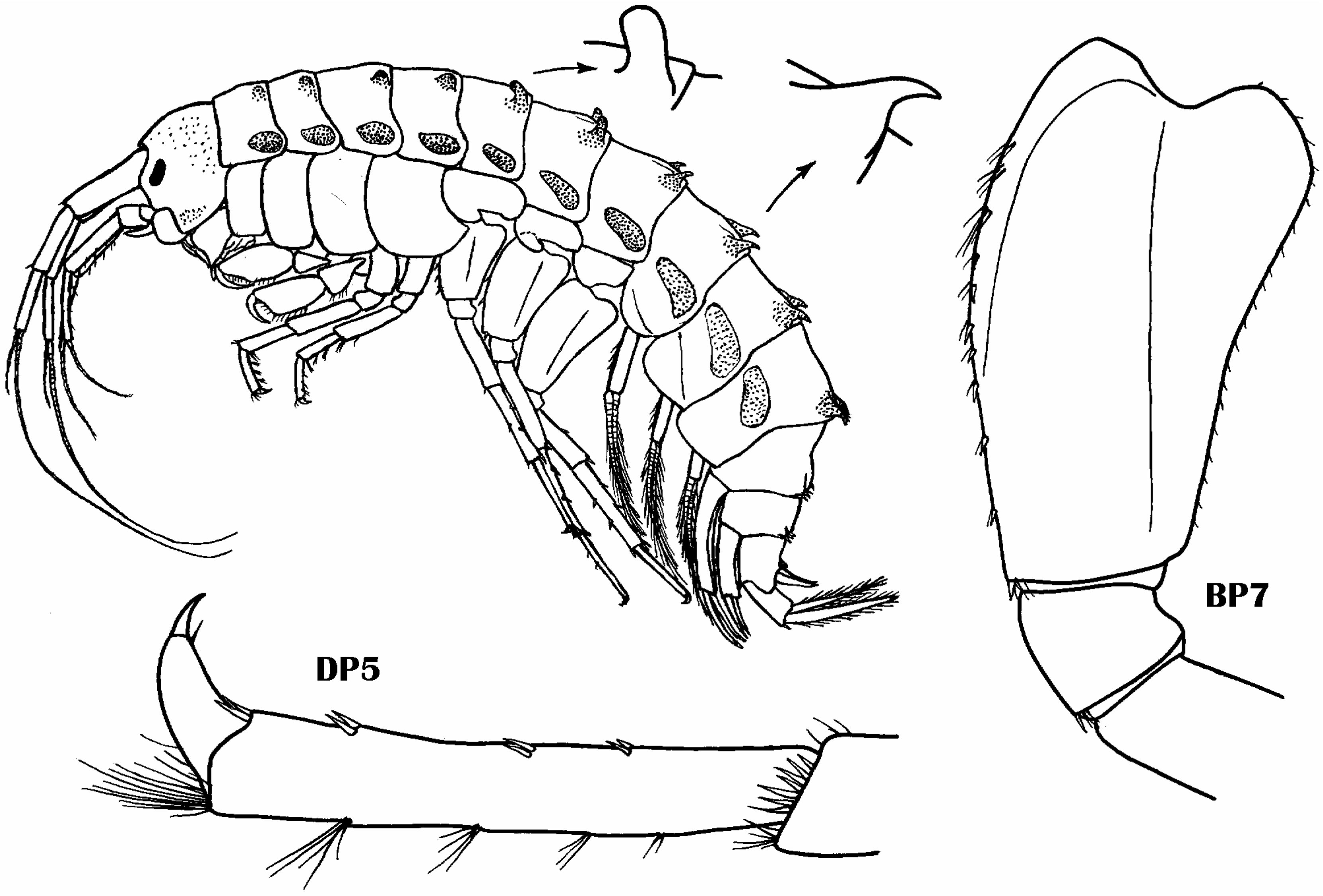


Рис. 26. *Parapallasea borowskii sitnikovae* subsp. n., голотип

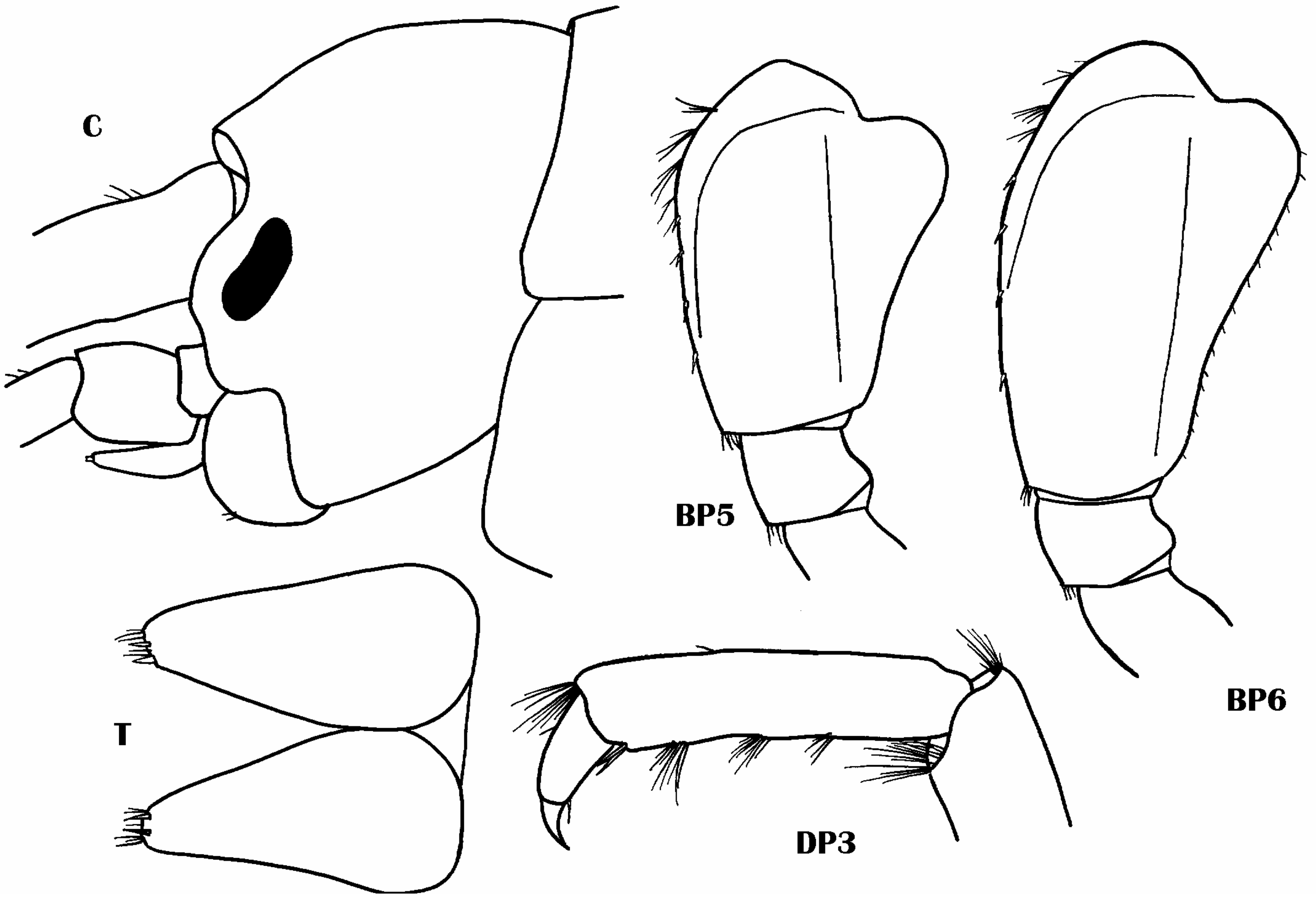


Рис. 27. *Parapallasea borowskii sitnikovae* subsp. n., голотип

пасти с хорошо выраженным углом в 4 паре, более короткими и широкими базиподитами переоподов 5-7, удлиненным тельсоном с глубокой выемкой и другими, более мелкими особенностями.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид пока известен по 1 экземпляру, пойманному возле Верхнего изголовья полуострова Святой нос.

ЭТИМОЛОГИЯ. Подвид назван в честь научного сотрудника Лимнологического института СО РАН, специалиста по байкальским моллюскам и полихетам Татьяны Яковлевны Ситниковой.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♂ 51,0 мм: 22.08.1998, Святой нос в 200 м от мыса Верхнее Изголовье в сторону открытого Байкала, глуб. 5-15 м. Аквалангисткий сбор (П. Рёпсторф). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Parapallasea lagowskii **(Dybowsky, 1874)**

Gammarus lagowskii. Dybowsky, 1874, S. 40, 140-141; Taf. II, Fig. 2.

Parapallasea lagowskii. Stebbing, 1899, p. 429. Stebbing, 1906, S. 498. Совинский, 1915, с. 289-290, 365, рис. 300-302. Дорогостайский, 1922, с. 140. Dybowski, 1924, S. 71. Dybowski, 1927b, S. 686. Dybowski, 1927c, S. 74. Базикалова, 1945, с. 182-183; табл. L, фиг. 8. Barnard, Barnard, 1983, p. 482. Тахтеев, Механикова, 1996, с. 44.

Pleuracanthus lagowskii. Гаряев, 1901, с. 43.

Dybowskia meyerii. Гаряев, 1901, с. 36-37; табл. II, рис. 17; табл. III, рис. 58-62.

Pallasea meyeri. Stebbing, 1906, S. 730. Совинский, 1915, с. 275, 360.

Pallasea (Homalogammarus) meyeri. Базикалова, 1945, с. 151. Barnard, Barnard, 1983, p. 480.

ДИАГНОЗ. Тело покрыто мельчайшими волосками. Срединный ряд возвышений в виде едва заметных бугорков. Боковые ряды на всех сегментах мезо- и метасомы в виде крепких, толстых зубцов, на 1-5 сегментах загнутых вперед или поставленных вертикально, на остальных направленных назад. Краевые ряды в виде вздутий, отчетливых на 1-5 сегментах мезосомы, слабо заметных на 6-7. Голова заметно покатая в передней трети, слабо выпуклая в задних 2/3. Рострум почти не выражен. Глаза очень маленькие, округлые, слабо выпуклые, располагаются в верхней части межантеннальной лопасти, белые у живых особей, обесцвеченные у фиксированных. Антенны 1 немного короче тела и вдвое длиннее антенн 2, базальный членик заметно длиннее головы. Передний край 1 коксальной пластинки выше, чем у *P. borowskii*, со слабой выемкой в средней части. Базиподиты переоподов значительно увеличиваются в длину от 5 к 7 паре; в 7 паре они вдвое длиннее, чем в 5; в 5 паре длина менее чем вдвое больше максимальной ширины, достигаемой в проксимальной части; к середине членика крыловидный край резко суживается, в дистальной половине он узок. Базиподит 6 в целом такой же формы, но более длинный. Длина базиподита 7 втрое больше максимальной ширины; крыловидный край также суживается к середине членика, но более плавно, несет шипики и редкие недлинные щетинки; в дистальной половине членик стержневидный. Когти переоподов довольно толстые, почти прямые (в 5-7 парах при этом довольно длинные), с короткими щетинками по верхнему краю. Уро-

поды 1 и 2 с шипами и короткими щетинками. В уроподах 3 наружная ветвь длинная, изогнутая, с очень коротким вторым члеником; внутренняя ветвь на 1/3-2/5 короче наружной; ветви снабжены тонкими шипами и простыми щетинками, к которым на внутреннем крае наружной ветви добавляются перистые. Тельсон рассечен до основания, ветви соприкасаются внутренними краями в проксимальной половине, в дистальной они образуют треугольную вырезку с закругленными краями; вершины ветвей узкие, несут по 1 шипу и 2-3 щетинки.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Весь Байкал, кроме, возможно, Малого моря и Академического хребта (Тахтеев, Механикова, 1996); глубина 50-1350 м (Bekman et al., 1998), в единичных случаях начиная с 5 м (Базикалова, 1945); грунт – ил, илистый песок, глина.

Parapallasea puzyllii puzyllii **(Dybowsky, 1874)**

Gammarus puzyllii. Dybowsky, 1874, S. 40-41, 141-143; Taf. 3, Fig. 4.

Parapallasea puzyllii. Stebbing, 1899, p. 429. Stebbing, 1906, S. 498-499.

Parapallasea puzylli. Совинский, 1915, с. 290-291, 365, рис. 303-305. Дорогостайский, 1922, с. 141. Базикалова, 1945, с. 185-186. Тахтеев, Механикова, 1996, с. 41, 45.

Pleuracanthus puzyllii. Гаряев, 1901, с. 43.

Puzylli puzylli. Dybowski, 1924, S. 71. Dybowski, 1927b, S. 686. Dybowski, 1927c, S. 73.

Palicarinus puzyllii. Barnard, Barnard, 1983, p. 478.

ДИАГНОЗ. Тело покрыто мельчайшими густыми волосками. Срединный ряд возвышений в виде очень слабых бугорков. Боковые ряды представлены плоскими, низкими и длинными килями на всех сегментах мезо- и метасомы, несколько увеличиваясь от передних сегментов к задним; начиная с 5-6 сегмента, нижне-задние углы килей приострены, приподняты над следующим сегментом и слегка оттянуты назад. Краевые ряды в виде вздутий, наиболее выраженных на первых пяти сегментах мезосомы. Голова с неровной поверхностью, дорсально слабо выпуклая, в передней части с покатым «лбом»; рострум почти не выражен. Глаза черные, округлые или овальные, сильно выпуклые, сдвинуты вперед на межантеннальную лопасть. Антенны 1 несколько короче 1/2 длины тела и менее чем вдвое длиннее антенн 2, их базальный членик примерно равен длине головы. Передний край 1 коксальной пластинки высокий, выемчатый, нижне-передний угол образует небольшую, плавно округленную, направленную вперед лопасть. Базиподиты переоподов 5-7 довольно широкие; крыловидный край в 5 и 6 парах равномерно суживается сверху вниз; в 7 паре он широкий, почти параллелен переднему краю в проксимальных 2/3, в дистальной трети резко суживается и сходит на нет, образуя слабую выемку. Когти переоподов длинные, крепкие, изогнутые, довольно широкие в основании, приостренные к вершине. Уроподы короче, чем у других видов рода, 1 и 2 пары с шипами и очень редкими простыми щетинками (по А.Я. Базикаловой, только с шипами). В уроподах 3 наружная ветвь на 1/3-1/2 длиннее внутренней, с коротким вторым члеником; ветви вооружены ши-

пами и пучками грубых, коротких простых щетинок. Тельсон рассечен до основания, наружные края ветвей параллельны, внутренние плавно изогнуты к тонким вершинам, смыкаются друг с другом только в проксимальной трети.

Окраска кирпично-красная или коричнево-красная (Базикалова, 1945).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Весь Байкал; довольно обычен в южной котловине, Селенгинском районе, Чивыркуйском заливе (входная часть); более редок в Северном Байкале; глубина 7-540 м (Тахтеев, Механикова, 1996). Грунт – песок, ил, реже камни (Базикалова, 1945).

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Синтипы (4 экз.: 2♀♀, 2♂♂) хранятся в Зоологическом институте и Зоологическом музее Гамбургского университета (№ 21654).

Parapallasea puzyllii nigra (Garjajew, 1901)

Pleuracanthus niger. Гаряев, 1901, с. 40-42; табл. II, рис. 21; табл. III, рис. 79-83.

Pallasea nigra. Stebbing, 1906, S. 730. Совинский, 1915, с. 276.

Parapallasea puzylli carinulata. Дорогостайский, 1922, с. 141-142; табл. 2, рис. 11. Dybowski, 1927b, S. 687. Тахтеев, Механикова, 1996, с. 45.

Nigro niger. Dybowski, 1924, S. 67. Dybowski, 1927a, S. 65. Dybowski, 1927c, S. 685.

Parapallasea puzylli carinulata + *Parapallasea nigra*. Базикалова, 1945, с. 186-187.

Palicarinus puzyllii carinulata + *Parapallasea nigra*. Barnard, Barnard, 1983, p. 478, 482.

ДИАГНОЗ. Тело покрыто мельчайшими густыми волосками. Срединный ряд возвышений в виде слабых бугорков. Боковые ряды в виде длинных и плоских килей на всех сегментах мезо- и метасомы, несколько увеличивающихся от передних сегментов к задним; нижне-задние углы килей закруглены на всех сегментах. Краевые ряды представлены хорошо развитыми буграми на 1-5 сегментах мезосомы и вздутиями на последующих сегментах, постепенно сходящими на нет. Дорсальная поверхность головы сильно покатая в передней трети и слабо выпуклая в задних 2/3. Рострум почти не выражен. Глаза как у номинативного подвида. Антенны 1 в 2,5 раза короче тела и в 1,2-1,5 раза длиннее антенн 2, базальный членик стержня немного короче головы. Кокса 1 – как у номинативной формы, кокса 4 чаще всего с хорошо выраженным бугром или вздутием на боковой поверхности. Переоподы чаще всего с более широкими, чем у типичной формы, базиподитами, в 7 паре выемка крыловидного края в нижней его части может отсутствовать. Уроподы и тельсон в целом как у типичной формы; в 3 паре наружная ветвь на треть (по В.Ч. Дорогостайскому, вдвое) длиннее внутренней, ее второй членик конический, сравнительно удлиненный.

Окраска тела кирпично-красная с грязным налетом или темно-коричневая, иногда почти черная.

ЗАМЕЧАНИЯ. Особи, населяющие мелководье у дельты Селенги, характеризуются (как и многие другие виды вооруженных амфипод, оби-

тающие в этом районе) сравнительно слабым развитием вооружения тела: низкими боковыми килями (поверхность спины не углублена между ними), более слабыми боковыми буграми и слабо выраженным (у молодых особей почти незаметным) вздутием на боковой поверхности 4 коксальной пластинки. Базиподит переопода 7 с варьирующей формой крыловидного края – то практически овальной, без заметного перегиба (особи из Чивыркуйского залива), то с выемкой в нижней части, как у типичной формы (приселенгинские особи).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Селенгинский район, Баргузинский и Чивыркуйский заливы, северная часть Байкала; в южной части отсутствует (Базикалова, 1945); глубина 3,5-250 м, обычно от 30 до 100 м; грунт – ил, песок, детрит.

Местонахождение типовых экземпляров неизвестно (вероятно, они утрачены); по персональному сообщению Р.М. Сабирова (Казанский государственный университет), среди хранящихся в КГУ материалов В.П. Гаряева описанный им вид *Pleuracanthus niger* отсутствует.

Филогенетические замечания

Из всех родов байкальских амфипод лишь один *Ceratogammarus* обнаруживает определенную близость к *Parapallasea*, а *C. cornutus* является, по сути, промежуточной формой между этими двумя родами, характеризуясь наличием на части сегментов тела конусовидных боковых возвышений. Автор этого вида В.К. Совинский (1915) даже относил его к роду *Parapallasea*. К *C. cornutus* со стороны *Parapallasea* наиболее близка *P. borowskii*, вооружение которой также представлено конусовидными боковыми выростами. *P. borowskii* с видами рода *Ceratogammarus* сближает и устройство головы – с выпуклой, покатой дорсальной поверхностью и косо поставленными глазами. Все представители обоих родов относятся к одной жизненной форме – плоскотелых нектобентических амфипод. О том, как строятся взаимоотношения включаемых в них видов (является ли данная группа продуктом одной лишь монофилетической дивергенции или же филогенетические связи двух родов осложнены гибридогенными процессами), сказать пока сложно.

А.Я. Базикалова (1945) сближала данную группу (*Parapallasea* – *Ceratogammarus*) с родом *Pallasea*. Результаты серологических (Талиев, 1940) и молекулярно-биологических исследований (Огарков и др., 1997; Sherbakov et al., 1998; Огарков, 1999) показывают существенную отдаленность *Parapallasea* от *Pallasea*. На мой взгляд, эти два рода действительно далеки друг от друга, а некоторое сходство в вооружении их тела возникло параллельным путем. Вероятно, к группе *Parapallasea* – *Ceratogammarus* может примыкать лишь монотипический род *Polyacanthisca*, единственный вид которого *P. calceolata* является ультраглубоководной формой и обладает боковыми возвышениями на сегментах тела, сходными с таковыми у

Parapallasea borowskii и *Ceratogammarus cornutus*, но в то же время снабженными вторичными шипами. Однако вопрос о принадлежности *Polyacanthisca* к этой группе, также как и вопрос о принадлежности *Parapallasea* и *Ceratogammarus* к семейству Pallaseidae, требует дополнительной проверки.

2.3. К систематике рода *Ommatogammarus* Stebbing, 1899

Таксономический обзор

В состав установленного им рода *Ommatogammarus* Т. Стеббинг (Stebbing, 1899) включил 4 вида, описанные Б.И. Дыбовским: *Gammarus flavus*, *G. albinus*, *G. carneolus*, *G. amethystinus*. В.К. Совинским (1915) род оставлен без изменений.

Б.И. Дыбовский (Dybowski, 1927b,c) предложил подразделить род на два подрода. Первый характеризуется высоким, круто спускающимся вниз лобным краем головы – «сократовским лбом», по не самому удачному сравнению Б.И. Дыбовского. Он объединяет *O. flavus* и *O. albinus* и получил название *Socratesiella*. Второй подрод объединил оставшиеся два вида с низким лобным краем и был назван *Populella*. На мой взгляд, оба вида *Socratesiella* являются наиболее продвинутыми представителями жизненной формы некрофагов (стервятников), но целый ряд более тонких морфологических признаков (различное строение антенн, ротовых частей, форма 1 коксальной пластинки, базиподитов переоподов и др.) говорит, что между собой они – не более близкие родственники, чем с видами подрода *Populella*. К тому же при небольшом числе видов в составе рода вводить его подразделение на подроды нет особой необходимости.

А.Я. Базикалова (1945) понизила *O. amethystinus* в ранге до подвида *O. carneolus*, подчеркивая нестойкость различий между ними. Имеющийся в моем распоряжении материал и просмотр типовых экземпляров Б.И. Дыбовского подтверждают правильность этого изменения. *O. carneolus* – действительно очень изменчивый вид: значительно варьирует соотношение длины антенн 1 и длины тела, образуя переходные формы к подвиду *amethystinus*; длина щетинок на антеннах и конечностях также непостоянна, и т.д.

Кроме того, А.Я. Базикалова описала еще один подвид – *O. carneolus melanophthalmus*. Новый материал по этому таксону, бывшему известным лишь по голотипу, получен совсем недавно и позволил уточнить описание (см. ниже).

Позднее ревизию рода провел Г.С. Караман (Karaman, 1980). Результаты ее вызвали недоумение как у автора этих строк, так и у других специалистов по байкальским амфиподам (М.Ю. Бекман, И.В. Механикова, устные сообщения). Г.С. Караман в отношении *O. carneolus* и *O. amethystinus* (последний упомянут им почему-то снова в видовом ранге без всяких объяснений) отметил, что они не относятся вообще к роду *Ommatogamma-*

rus (с. 159), но не отнес их к какому-либо другому роду, а *O. flavus* выделил в отдельный монотипический род *Abludogammarus*. Его обоснование: «Род *Ommatogammarus* отличается от рода *Abludogammarus* расширенным пальпусом максиллипед, округленной (не угловатой – *В.Т.*) внутренней лопастью максиллипед, расширенной коксой 1, утолщенным 1-м члеником стержня антенны 1, утолщенными переоподами 3-4, формой базиподитов переоподов 5-7, антенны 2 и гнатоподов 1-2» (перевод мой – *В.Т.*).

Все эти особенности, на мой взгляд, являются варьирующими от вида к виду во многих родах, не коррелируют друг с другом, и при таком подходе большинство видов байкальских амфипод пришлось бы помещать в отдельные монотипические роды. Так, на основании различий в устройстве 1 коксальной пластинки, ладоней гнатоподов и базиподитов переоподов 5-7 крайней степени раздробленности могут быть подвергнуты роды *Hyalellopsis*, *Micruropus*, *Echiuropus* и ряд других. Форма лопастей ротовых органов и ширина их члеников у байкальских амфипод, в отличие от многих морских, не имеет особого таксономического значения; на большом количестве видов из различных родов заметно, что эти особенности не показывают четких различий. У *O. albinus*, кстати, членики стержней антенн не утолщены, а укорочены в сравнении с другими *Ommatogammarus*. Б.И. Дыбовский, несомненно увлекшийся в своих последних (1924, 1927b,c) работах чрезмерным дробительством, оставил тем не менее *O. albinus* и *O. flavus* (автором которых он является) в составе одного рода и даже одного подрода *Socratesiella*.

Наконец, выделение *O. flavus* в новый род незаконно согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры, поскольку этот вид был обозначен Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924) как типовой для рода *Ommatogammarus*, а последующее обозначение А.Я. Базикаловой (1945) в этом качестве *O. albinus*, на которое сослался Г.С. Караман (Karaman, 1980), является недействительным.

Произведенный мною просмотр типовой коллекции Б.И. Дыбовского в Зоологическом институте и музее Гамбургского университета позволил решить еще два номенклатурных вопроса.

Во-первых, я считаю целесообразным переместить вид *Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) hyacinthinus* (Dybowsky, 1874) в состав рода *Ommatogammarus*. Он полностью укладывается в приводимый ниже диагноз рода. Крупный, темный, расширенный книзу глаз напоминает *O. flavus* и *O. carneolus melanophthalmus*, хотя край глаза без вырезок. Шипы располагаются только на трех сегментах уросомы; голова с покатым, как у *O. carneolus*, роструммом. Когти переоподов сильно развиты и образуют типичный для стервятников прикрепительный аппарат. Полностью соответствует роду *Ommatogammarus* строение антенн, гнатоподов, переоподов, эпимеральных пластинок, всех пар уроподов. Коксальные пластинки длинные, 1 пара почти равной высоты со 2 (для «классических» *Eulimnogammarus* характерна укороченная пластинка 1). К тому же примечательно, что и сам автор вида – Б.И. Дыбовский – видел явную близость его

к тем видам, которые впоследствии были отнесены Стеббингом к роду *Ommatogammarus*: в монографии Б.И. Дыбовского (Dybowsky, 1874) диагнозы и описания *Gammarus hyacinthinus* и *G. albinus* помещены рядом. В своих последующих работах (1924, 1927a,c) он выделил *G. hyacinthinus* в отдельный род *Hyacinthinogammarus*, но все равно оставил его в своей системе рядом с *Ommatogammarus*.

Во-вторых, проверен статус «*Gammarus amethystinus* var. *flaveola*», оставшегося неописанным, но этикетированным Б.И. Дыбовским, который упомянут в дополнении к каталогу типовых экземпляров Гамбургского музея (Andres, Lott, 1977) и хранится под номером 21594 (2 экз., помечены как синтипы). Длина тела этих особей оказалась 8,0 (♀) и 9,2 мм (♂), в то время как у типичного *amethystinus* (синтипы, № 21603) – 12 мм и более. Соответственно у var. *flaveola* и меньшее (примерно на четверть) количество члеников в жгутах антенн обеих пар. В остальном те и другие экземпляры идентичны, и поэтому var. *flaveola* действительно является не более чем вариацией *O. carneolus amethystinus*.

Ниже приводится диагноз и новый ключ для определения рода в его уточненном составе.

Род *Ommatogammarus* Stebbing, 1899

Stebbing, 1899, p. 427. Stebbing, 1906, S. 454. Совинский, 1915, с. 74. Dybowski, 1924, S. 48. Dybowski, 1927b, S. 681. Dybowski, 1927c, S. 21. Базикалова, 1945, с. 281. Bousfield, 1977, p. 291. Karaman, 1980, p. 158-159. Barnard, Barnard, 1983, p. 570.

Типовой вид – *Gammarus flavus* Dybowsky, 1874. Обозначен Б.И. Дыбовским (Dybowski, 1924). Последующее обозначение А.Я. Базикаловой (1945) вида *G. albinus* Dyb. невалидно.

ДИАГНОЗ. Амфиподы средних размеров. Тело гладкое, обтекаемое, узкое или с несколько расширенной мезосомой. Мезо- и метасома голые, сегменты уросомы с короткими шипами, сидящими 2-3 группами по заднему краю. Межантеннальные лопасти головы недлинные, широкие, спереди срезанные. Глаза либо широко-почковидные, либо неправильной формы, с изрезанным задним и нижним краями; в нижней части обычно шире, чем в верхней. Антенны 1 короче тела и длиннее антенн 2; стержни 1 пары короче стержней 2 пары; придаточный жгутик многочленистый. Кальцеолы отсутствуют. Антеннальный конус короче 3 членика стержня антенны 2. Коксальные пластинки крупные, высокие. Ладони гнатоподов в 1 паре миндалевидные, во 2 с параллельными краями. Переоподы умеренно длинные, в 3-4 парах вооружены щетинками, в 5-7 шипами. Когти переоподов длинные, изогнутые, крепкие. Базиподиты переоподов 5-7 широкие, с развитым крыловидным краем, образующим во всех трех парах спускающуюся вниз угловатую лопасть (у *O. flavus* – только в 5 паре); задние края базиподитов только с очень короткими волосками (рис. 28). Плеоподы сильно развиты. Эпимеральные пластинки 2-3 широкие и высокие, с шипиками вдоль нижнего края; нижне-задние углы прямые или приост-

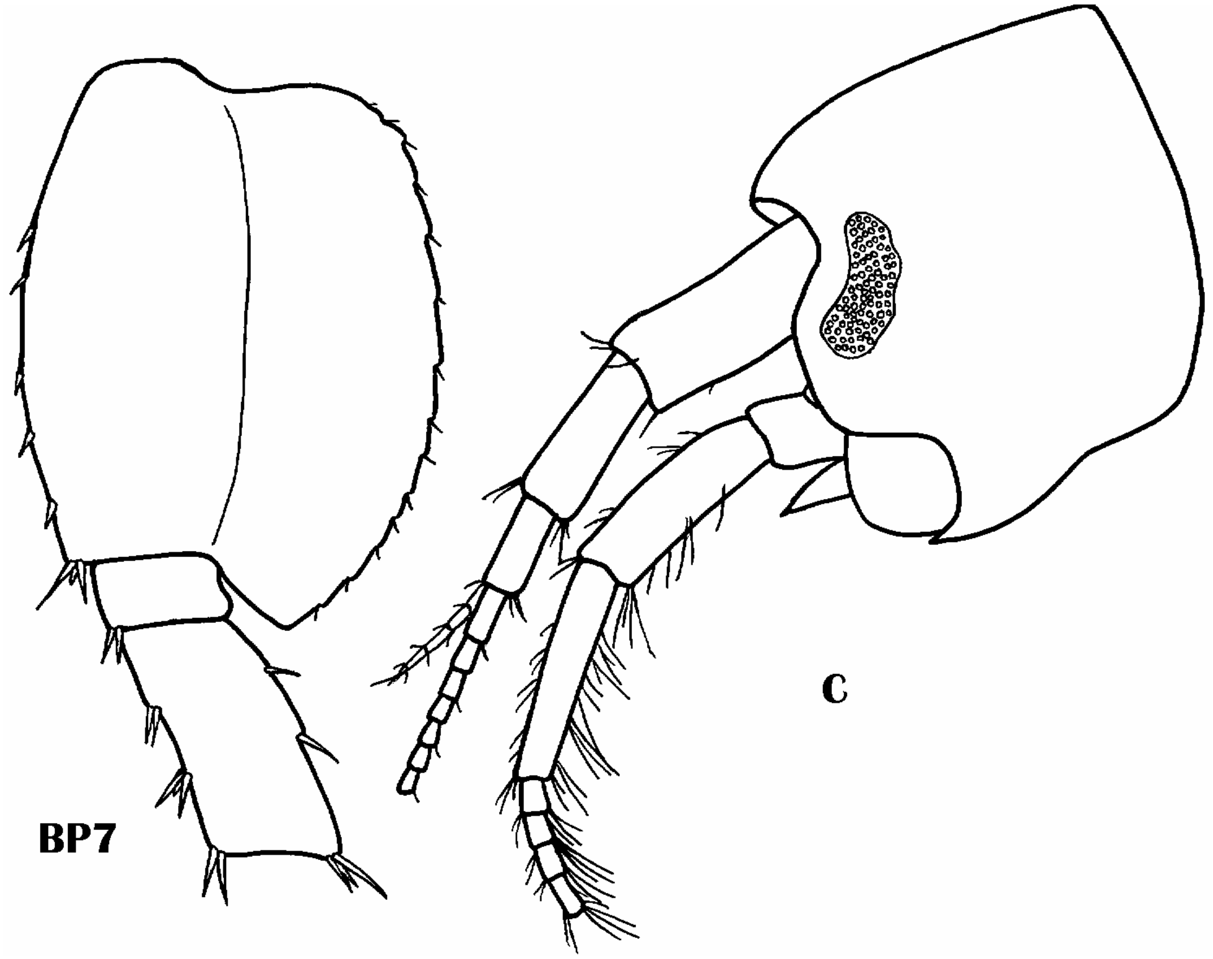


Рис. 28. *Ommatogammarus carneolus amethistinus*.

ренные. Уроподы 1 и 2 простираются назад до одного уровня, вооружены только шипами. В уроподах 3 ветви с пучками густых щетинок, перистые щетинки имеются на обеих сторонах ветвей, либо только на внутренних; наружная ветвь длинная, двучленистая, внутренняя в два или менее чем в два раза короче наружной. Тельсон рассечен до основания; ветви к концу сужены, несут апикальные шипы.

ЗАМЕЧАНИЯ. Род по своей морфологии показывает наибольшую близость к широкораспространенному и крайне политипическому роду *Gammarus*, основное отличие от которого заключается в значительно более крупных размерах глаз и их иной форме. Прочие отличия (высокий лоб, укороченные стержни антенн, расширяющаяся книзу 1 коксальная пластинка и др.) выражены не у всех, а у наиболее отклоняющихся видов.

Ключ для определения видов и подвидов рода *Ommatogammarus*

1 (4) Лоб высокий, круто спускается вниз.

2 (3) Стержни антенн 1 короче головы или равны ей по длине. Коксальная пластинка 1 книзу сильно расширена, значительно выдается вперед. Глаза у фиксированных экземпляров красноватые или слабо пигментированные . . . . *O. albinus* (Dyb.)

3 (2) Стержни антенн 1 длиннее головы. Коксальная пластинка 1 равной ширины на всем протяжении. Глаза у фиксированных экземпляров темные . . . . *O. flavus* (Dyb.)

4 (1) Лоб низкий, с коротким шлемовидным рострумом.

5 (6) Внутренняя ветвь уроподов 3 на 1/4-1/5 короче наружной. Глаза темные, почковидные, книзу расширенные, с плавно округленными нижним и задним краями . . . . *O. hyacinthinus* (Dyb.)

6 (5) Внутренняя ветвь уроподов 3 на 1/2-1/3 короче наружной.

7 (8) Глаза фиксированных особей темные, их нижний край широкий, вогнутый . . . . *O. carneolus melanophthalmus* Dor.

8 (7) Глаза очень слабо пигментированные или обесцвеченные у фиксированных особей, розовые или красные у живых. Нижний край глаза узкий или умеренной ширины.

9 (10) Антенны 1 составляют 1/3-1/2 длины тела. Антенны 2, ладони гнатоподов и переоподы 1-2 с длинными щетинками . . . . *O. carneolus carneolus* (Dyb.)

10 (9) Антенны 1 лишь немного короче тела. Антенны 2, ладони гнатоподов и переоподы 1-2 с короткими или умеренной длины щетинками (рис. 28) . . . . *O. carneolus amethystinus* (Dyb.)

Ommatogammarus carneolus melanophthalmus **Dorogostajsky in: Bazikalova, 1945**

Базикалова, 1945, с. 284-285; табл. XLV, фиг. 4. Barnard, Barnard, 1983, p. 571.

ЗАМЕЧАНИЯ. Этот подвид был описан А.Я. Базикаловой по одному экземпляру из материалов В.Ч. Дорогостайского. Авторство неопубликованного им названия подвида она сохранила за В.Ч. Дорогостайским (на этикетке было обозначено: *O. carneolus* var. *melanophthalmus*). На основании новых материалов здесь даются некоторые дополнения к описанию А.Я. Базикаловой.

Дорсальный профиль головы длинный, значительно выпуклый. Глаза крупные, темные, широкие, особенно в нижней части; нижний край вырезанный, задний – с 2-3 выемками. Антенны 1 равны половине длины тела или чуть длиннее. Концевой членик пальпуса мандибулы с 2-3 боковыми пучками щетинок. Срединный шип пальмарного края в гнатоподах 2 имеется. В базиподитах переоподов 6 и 7 лопасть заднего края спускается хорошо выраженным углом до конца исхиоподита. Эпимеральная пластинка 2 несет вдоль нижнего края редкие шипики и несколько пучков слабых, оттопыренных в сторону щетинок. В уроподах 3 наружная ветвь вдвое длиннее внутренней, с тонким коническим вторым члеником; ветви усажены перистыми и простыми щетинками, наружный край наружной ветви – только простыми.

Длина тела до 18 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. у пос. Листвянка, глубина 200 м (Базикалова,

1945)[6]; напротив Больших Котов, глубина 200-300 м (массовая форма в ловушках; сборы А.В. Кондратьевой и М.А. Тимофеева, 1998-2000 гг.).

Экология и филогенетические замечания

Омматогаммарусы являются специализированными некрофагами, или стервятниками. Они активно отыскивают падаль на дне озера, которой и питаются. Это подтверждают подводные видеозаписи. В поисках пищи омматогаммарусы могут довольно значительно подниматься над дном и попадать в неправильно буксируемый бимтрал, идущий не по дну, а в придонных слоях воды (Тахтеев, 1995). Давно известен факт массового попадания видов *Ommatogammarus* (прежде всего *O. albinus* и *O. flavus*) в ловушки с приманкой из испорченного мяса или рыбы (Dybowsky, 1874; Базикалова, 1945, и др.). Б. Дыбовский и В. Годлевский при изготовлении скелетов мелких позвоночных животных специально пользовались «услугами» омматогаммарусов, опуская мертвый объект на веревке на дно. Рачки справлялись с задачей за несколько дней не хуже профессиональных препараторов (Дыбовский, 1901).

Подобный образ жизни накладывает отпечаток на морфологическую организацию животных. С одной стороны, они имеют черты активных пловцов: обтекаемое плотное тело, сильные плеоподы, развитые уроподы 3 с обильными щетинками; с другой, длинные и очень крепкие когти переоподов – несомненная черта стервятника. Скорее всего, с образом жизни связаны и интересные особенности в строении органов «боковой линии» – сенсорной системы, имеющей, как мы предполагаем, полифункциональное значение (Механикова и др., 1995). Сенсиллы этой системы, названные клавусами (или, по терминологии V.J. Steele (1991), микротрихи II типа), у *O. albinus* в сравнении с бокоплавами других родов особенно многочисленны; наибольшее количество клавусов несут сегменты метасомы и последние сегменты мезосомы, что свойственно и другим активно плавающим амфиподам (*Gmelinoides fasciatus*, *Macrohectopus branickii*, *Poekilogammarus rostratus*). Большое количество клавусов на теле омматогаммарусов может быть обусловлено и их способностью улавливать химические возбудители от падали на большом расстоянии, подобно морским амфиподам-лисианассидам (Steele, 1991; Механикова и др., 1995).

У разных видов *Ommatogammarus* черты специализации к подобному образу жизни и питания выражены неодинаково. В наиболее сильной степени они представлены у *O. albinus*, обладающего, помимо прочего, укороченными антеннами (как стержнями, так и члениками жгутов) и переоподами 3-4 пар; несколько менее эти черты выражены у *O. flavus* и заметно слабее – у остальных видов, которые нередко улавливаются обычными орудиями лова (драги, тралы, а *O. hyacinthinus* – даже дночерпателями).

---

[6] Сведения с оригинальной этикетки: 20.06.1915, падь Смородиновая, гл. 200 м, сеть. Сбор и определение В.Ч. Дорогостайского.

Наименее специализированные омматогаммарусы по своему строению очень близки к роду *Gammarus*, типовому для семейства Gammaridae, имеют большое сходство с палеарктическим видом *Gammarus lacustris*, который в настоящее время встречается в лагунных озерах побережья Байкала, в его сорах и глубоко врезанных бухтах. Прежде всего это касается *O. hyacinthinus*, которого Т. Стеббинг (Stebbing, 1906) и В.К. Совинский (1915) в свое время даже оставляли (единственного из всех байкальских видов) в составе рода *Gammarus*. Вооружение шипами только сегментов уросомы, форма головы, коксальных и эпимеральных пластинок, строение тельсона и в значительной мере уроподов 3 – все это совпадает с морфологическими параметрами *G. lacustris*. Отличия же заключаются в наличии у *O. hyacinthinus* значительно более крупных глаз, более короткого антеннального конуса, большей ширины базиподитов 5-7 переоподов (при общем характере их строения!), в отсутствии перистых щетинок на наружной стороне наружной ветви уроподов 3 и других, более мелких особенностях. Наибольшее сходство *G. lacustris* именно с *O. hyacinthinus* понятно, если учесть, что последний – наиболее мелководный из омматогаммарусов, глубина его встречаемости 2-256 м (Bekman et al., 1998). Прочие виды, хотя иногда и попадаются на глубинах в первые десятки метров, но преобладают глубже 100-200 м, а *O. carneolus* s. str. и *O. carneolus amethystinus*, как отмечает А.Я. Базикалова (1945) – даже глубже 500 м.

Все эти виды, при наличии у них тех или иных характерных черт (высокий лоб, удлинение или укорочение антенн, изрезанность глаз и их частичная депигментация и т.д.), все равно сохраняют довольно большое число признаков, свойственных *Gammarus*.

Все сказанное позволяет предполагать, что род *Ommatogammarus* произошел непосредственно от *Gammarus*, конкретнее – от каких-то форм, близких к *G. lacustris* или даже от него самого. Я не считаю, что этим самым подтверждается точка зрения о предельно монофилетическом происхождении всех байкальских амфипод от *G. lacustris* (Лукин, 1986) или от какого-либо другого единственного предкового вида, связанного с родом *Gammarus* (Камалтынов, 1998; Kamaltynov, 1999a). Однако отдельные роды, и прежде всего *Ommatogammarus* и *Odontogammarus* (о последнем – см.: Тахтеев, 1999б), могут вести свое начало либо от *G. lacustris*, либо от каких-то других пресноводных *Gammarus*.

Глава 3
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ АМФИПОД СЕМЕЙСТВА PACHYSCHESIIDAE TACHTEEW, 1998

3.1. История исследований

Первым на этих интереснейших животных обратил внимание Б.И. Дыбовский. Он отметил, что один из описанных им видов обитает в выводковой камере самок или жаберной полости самцов четырех форм крупных гаммарид: *Eulimnogammarus czerskii, Parapallasea borowskii, P. borowskii* var. *dichrous* и *Corophiomorphus kietlienskii* (Dybowsky, 1874; Дыбовский, 1875). Он дал ему название *Gammarus branchialis*.

В дальнейшем этот вид был помещен А.Я. Базикаловой в установленный ею род *Pachyschesis* и избран в качестве типового; в состав рода были включены также однократно к тому времени найденные *Echinogammarus crassus* Sow., 1915 и *Pachyschesis bergi* Baz., 1945 (Базикалова, 1945). Об образе жизни последних двух видов вообще ничего не было известно. Что касается *P. branchialis*, то его биологическим особенностям в монографии А.Я. Базикаловой (1945) уделено несколько строк; в частности, отмечаются мелкие размеры самцов, сильное разрастание инкубационной камеры у самок, утрата переоподами ходильной функции и приобретение прикрепительной, разнообразие окраски животных.

Почти никаких сведений о биологии и образе жизни этих рачков не было получено и в последующие годы, до начала наших исследований. В статье о морфологии молодых стадий байкальских амфипод А.Я. Базикалова (1951а) писала о том, что *P. branchialis* питается яйцами хозяев, и об его вероятном происхождении от свободноживущих представителей рода *Ommatogammarus* Stebb., являющихся падальщиками и иногда нападающих на крупных амфипод с целью поедания их яиц. Кроме того, А.Я. Базикалова предлагала перенести виды *Pachyschesis bergi* и *P. crassus* в род *Eulimnogammarus* Baz. Это предложение осталось незамеченным для специалистов, особенно зарубежных. Нам оно представляется совершенно неоправданным.

Спустя более 20 лет Г.С. Караман, переисследуя коллекционный материал Б.И. Дыбовского, обнаружил, что под названием «*P. branchialis*» фигурировали два различных вида; один из них соответствует рисункам Б.И. Дыбовского и является собственно *P. branchialis*; другой, изображенный А.Я. Базикаловой (1945) и, скорее всего, также описанный ею, получил название *P. bazikalovae* sp. n. (Karaman, 1976).

Данный прецедент побудил меня просмотреть материал А.Я. Базикаловой с надписью на этикетках "*P. branchialis*". В результате просмотра этого, а также моего собственного материала выяснилось, что под одним

видовым названием «скрывалась» целая серия видов. В данный момент их насчитывается 16 (плюс семнадцатый пока сомнительный вид), из которых только 4 были ранее описаны в литературе.

Далее стало интересным выяснить, как распределены виды паразитических бокоплавов по своим хозяевам, и в нескольких экспедициях я специально уделил внимание этому вопросу. Оказалось, что большинство видов *Pachyschesis* характеризуются строгой специфичностью к виду-хозяина. Более того, нередко постоянно и место их локализации на нем (марсупиум либо жаберная полость).

Были сомнения относительно характера симбиотических отношений пахисхезисов с их хозяевами (комменсализм или паразитизм?). Так, Г.С. Караман (Karaman, 1976, с. 37) полагал, что *P. branchialis* является единственным видом-комменсалом («Probably, *P. branchialis* is one commensal»). Дж.Л. и Ч.М. Барнарды (Barnard, Barnard, 1983) в одном месте (с. 98) отметили, что строение переоподов *Pachyschesis* подразумевает паразитический образ жизни; в другом же (с. 125) называют представителей этого рода комменсалами. Для разрешения этого вопроса нами совместно с И.В. Механиковой проведены исследования биологии двух массовых видов *Pachyschesis*. Было установлено, что пахисхезисы питаются яйцами хозяина, уменьшая количество яиц, вынашиваемых в марсупиуме. Руководствуясь достаточно общепринятым критерием вреда, наносимого в том или ином виде хозяину, мы сделали вывод о паразитическом характере симбиоза (Тахтеев, Механикова, 1993).

Таким образом, можно констатировать, что паразитирование амфипод на своих более крупных собратьях и большое таксономическое разнообразие этих паразитов является еще одной *оригинальной чертой живой природы Байкала*. Это явление заслуживает пристального внимания биологов-эволюционистов. Помимо Байкала, мне пока известен лишь единственный описанный в литературе случай обитания амфипод на амфиподах. Он касается каспийско-азово-черноморского вида *Cardiophilus baeri* Sars, 1896, регулярно встречающегося в марсупиумах бокоплавов семейства Corophiidae (Осадчих, 1977), к которому мы еще вернемся далее.

Все виды, паразитирующие на более крупных амфиподах, ввиду крайнего своеобразия их морфологической организации, относятся мною к эндемичному для Байкала семейству Pachyschesiidae (Тахтеев, 1998б). В составе семейства единственный род *Pachyschesis*. Вероятно, он может быть поделен на несколько родов, если руководствоваться принципом исключения полифилии, свойственным эволюционному и кладистическому направлениям в систематике; происхождение пахисхезисов действительно скорее полифилетическое, чем монофилетическое. Однако с точки зрения практичности системы я считаю этот шаг нецелесообразным (см. гл. 1); по своей морфологии пахисхезисы вполне ограничены рамками одного рода.

3.2. Таксономия

Род *Pachyschesis* Bazikalova, 1945

Базикалова, 1945, с. 272. Karaman, 1976, p. 30-31. Bousfield, 1977, p. 292. Barnard, Barnard, 1983, p. 571. Камалтынов, 1992, с. 29.

Типовой вид – *Gammarus branchialis* Dybowsky, 1874.

ОПИСАНИЕ. Мелкие формы. Тело гладкое, у самок толстое. Самцы значительно мельче самок, часто карликовые. Сегменты мета- и уросомы с щетинками, без шипов. Рострум короткий. Межантеннальные лопасти плавно округленные. Антенны 1 более чем вдвое короче тела и не менее чем в 2 раза длиннее антенн 2. Ротовые части слабые; режущий край мандибулы короткий. На наружной пластинке максилл 1 не более 9 игл, которые никогда не раздваиваются. Лопасти максилл 2 узкие, косой ряд перистых щетинок на внутренней лопасти включает всего 2-4 хеты, сдвинут вплотную к внутреннему краю. Гнатоподы с широкими базиподитами. Коксальные пластинки с группами щетинок по углам. Кокса 5 в передней половине высокая, образует спускающуюся вниз, плавно округленную лопасть; такая же лопасть, только маленькая, имеется в 6 пластинке; нижнезадние углы кокс 5-7 закругленные. Жаберные мешки овальные, узкие, удлиненные. Марсупиум самок объемный, с широкими оостегитами. Переоподы 3 длиннее, чем 4. Переоподы 5-7 последовательно увеличиваются в длину, базиподиты с щетинками. Все пары переоподов цепкие, с подклешневидно устроенными проподитами (образующими некое подобие ладони гнатоподов, с граничными шипами на дистальном конце) и крепкими изогнутыми когтями. Эпимеральные пластинки только с щетинками. Уроподы 3 только с простыми щетинками, наружная ветвь с коротким вторым члеником. Тельсон рассечен до основания или почти до него.

Ключ для определения видов рода *Pachyschesis*

1 (2) Базиподиты переоподов 6 и 7 широкие, округленные, их задний край образует в нижней части округлую лопасть, спускающуюся вниз до середины исхиоподита (рис. 30, 31) . . . . *P. bergi* Baz.

2 (1) Базиподиты переоподов 6 и 7 более стройные, никогда не образуют спускающейся вниз лопасти.

3 (4) Уроподы 1 и 2 несут шипы на стержнях, на концах ветвей и на всем их протяжении. Ветви тельсона также с шипами . . . . *P. lamakini* sp. n.

4 (3) Стержни и ветви уроподов 1 и 2 с простыми щетинками, шипы сидят только на концах ветвей.

5 (6) Голова покатая, шлемовидный рострум простирается вперед далее широких межантеннальных лопастей; глаза маленькие, заметно меньше диаметра базального членика антенны 1, у живых особей красные, у фиксированных черные или коричневые, всегда хорошо видны (рис. 58). Уроподы 1 и 2 короткие. Длина тела 5,0-9,5 мм . . . . . . *P. pinguiculus* sp. n.

6 (5) Голова и глаза имеют иное устройство.

7 (10) Щетинки на концах ветвей тельсона существенно длиннее самих ветвей.

8 (9) 4 членик стержня антенны 2 короткий (рис. 89). Длина тела до 9 мм . . . . *P. rarus* sp. n.

9 (8) 4 членик стержня антенны 2 длинный (рис. 63). Длина тела до 15 мм . . . . *P. vorax* sp. n.

10 (7) Щетинки на концах ветвей тельсона равны по длине ветвям или короче их.

11 (20) Межантеннальные лопасти головы простираются вперед заметно далее конца рострума. Глаза у фиксированных особей всегда обесцвечены или пигментированы очень слабо.

12 (15) Базальный членик стержня антенны 1 довольно длинный, его длина более чем вдвое превышает ширину (рис. 70, 84).

13 (14) Голова с выпуклой дорсальной поверхностью. Длина тела до 13,8 мм . . . . *P. bazikalovae* G. Karaman

14 (13) Голова со слегка вогнутой, реже прямой дорсальной поверхностью. Длина тела до 7,9 мм . . . . *P. punctiommatus* sp. n.

15 (12) Базальный членик стержня антенны 1 короткий, его длина не более чем вдвое превышает ширину (рис. 50, 72, 76).

16 (19) Коксальные пластинки 3 и 4 с прямым или выпуклым нижним краем (рис. 51, 76).

17 (18) Задний край базиподита переопода 5 в нижней части образует недлинную, но широкую, плавно округленную лопасть, спускающуюся вниз (рис. 51, 52). Эпимеральные пластинки с редкими короткими щетинками. Длина тела до 7,5 мм . . . . *P. bumammus* sp. n.

18 (17) Задний край базиподита переопода 5 не образует лопасти в нижней части (рис. 76). Эпимеральные пластинки с длинными густыми щетинками. Длина тела до 12,5 мм . . . . *P. karabanowi* sp. n.

19 (16) Коксальные пластинки 3 и 4 с вырезанным нижним краем (рис. 73) . . . . *P. acanthogammarii* sp. n.

20 (11) Межантеннальные лопасти головы простираются вперед примерно до одного уровня с кончиком рострума. Глаза у фиксированных особей хорошо заметны, реже депигментированы.

21 (28) Нижне-задний угол 2 эпимеральной пластинки прямой или слегка приостренный.

22 (25) Глаза умеренной величины, у фиксированных особей всегда темные, не заходят на межантеннальную лопасть. Придаточный жгутик двучленистый, его второй членик короткий.

23 (24) Глаза в нижней части уже, чем в верхней (рис. 37). Задний край 4 коксальной пластинки в дистальной части плавно переходит в нижний (рис. 39). Базиподит переопода 5 без лопасти по заднему краю . . . . *P. branchialis* (Dyb.)

24 (23) Глаза книзу не сужены. Задний край 4 коксальной пластинки в дистальной части образует небольшую, направленную назад округленную лопасть (рис. 35). Базиподит переопода 5 с небольшой лопастью в

нижней части заднего края . . . . *P. indiscretus* sp. n.

25 (22) Глаза крупные, у фиксированных особей коричневые или обесцвеченные, их нижне-передний угол выдается вперед, заходит на межантеннальную лопасть. Придаточный жгутик трехчленистый, его второй членик всегда развит нормально.

26 (27) Глаза очень крупные, занимают большую часть боковой поверхности головы (рис. 42), всегда видны у фиксированных экземпляров. Антеннальный конус длиннее 3 членика стержня антенны 2. Ветви уроподов 1 и 2 нормальной длины . . . . *P. cucuschonok* sp. n.

27 (26) Глаза несколько меньшего размера, у фиксированных экземпляров часто обесцвечены (рис. 45). Антеннальный конус равен длине 3 членика стержня антенны 2. Ветви уроподов 1 и 2 короткие . . . . *P. crassus* (Sow.)

28 (21) Нижне-задний угол 2 эпимеральной пластинки тупой.

29 (30) Рострум при взгляде сбоку приостренный (рис. 54). Глаза темные, округлые, хорошо заметны у фиксированных экземпляров. Проподиты переоподов длинные, стройные, слабо сужены в дистальном направлении . . . . *P. sideljowae* sp. n.

30 (29) Рострум высокий, при взгляде сбоку тупой (рис. 80). Глаза у живых особей белые, точечные, у фиксированных незаметны. Проподиты переоподов толстые, вздутые в проксимальной части . . . *P. inquilinus* sp. n.

Pachyschesis bergi **Bazikalova, 1945**

Рис. 29-31

Pachyschesis bergi. Базикалова, 1945, с. 275; табл. XLIII, фиг. 3. Karaman, 1976, p. 40-41. Barnard, Barnard, 1983, p. 571.

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, несколько утолщенное в передней части. Сегменты мета- и уросомы с редкими короткими щетинками по заднему краю; щетинки несколько более густые лишь на 3 сегменте метасомы. Голова со слабо выпуклой дорсальной поверхностью и коротким рострумом, который короче диаметра базального членика стержня антенны 1; межантеннальные лопасти довольно широкие, образуют два тупых закругленных угла, верхний и нижний. Глаза всегда темно пигментированные (у живых коричневые), крупные, с прямым или слегка вырезанным передним краем; нижне-передний угол глаза оттянут вперед и заходит на межантеннальную лопасть; диаметр глаза значительно превышает диаметр базального членика антенны 1.

Антенны 1 втрое короче тела и в 1,8-2,5 раза длиннее антенн 2, их стержни немного короче стержней антенн 2, базальный членик почти вдвое короче головы, 2 членик на треть (по А.Я. Базикаловой, вдвое) короче базального, 3 чуть короче 2-го; в главном жгуте до 24 члеников, в придаточном 2-4, членики главного жгута снабжены эстетасками. В антеннах 2 антеннальный конус достигает трети длины 4 членика стержня, последний равен по длине 5, оба несут редкие длинные щетинки снизу; в жгуте до 6 члеников.

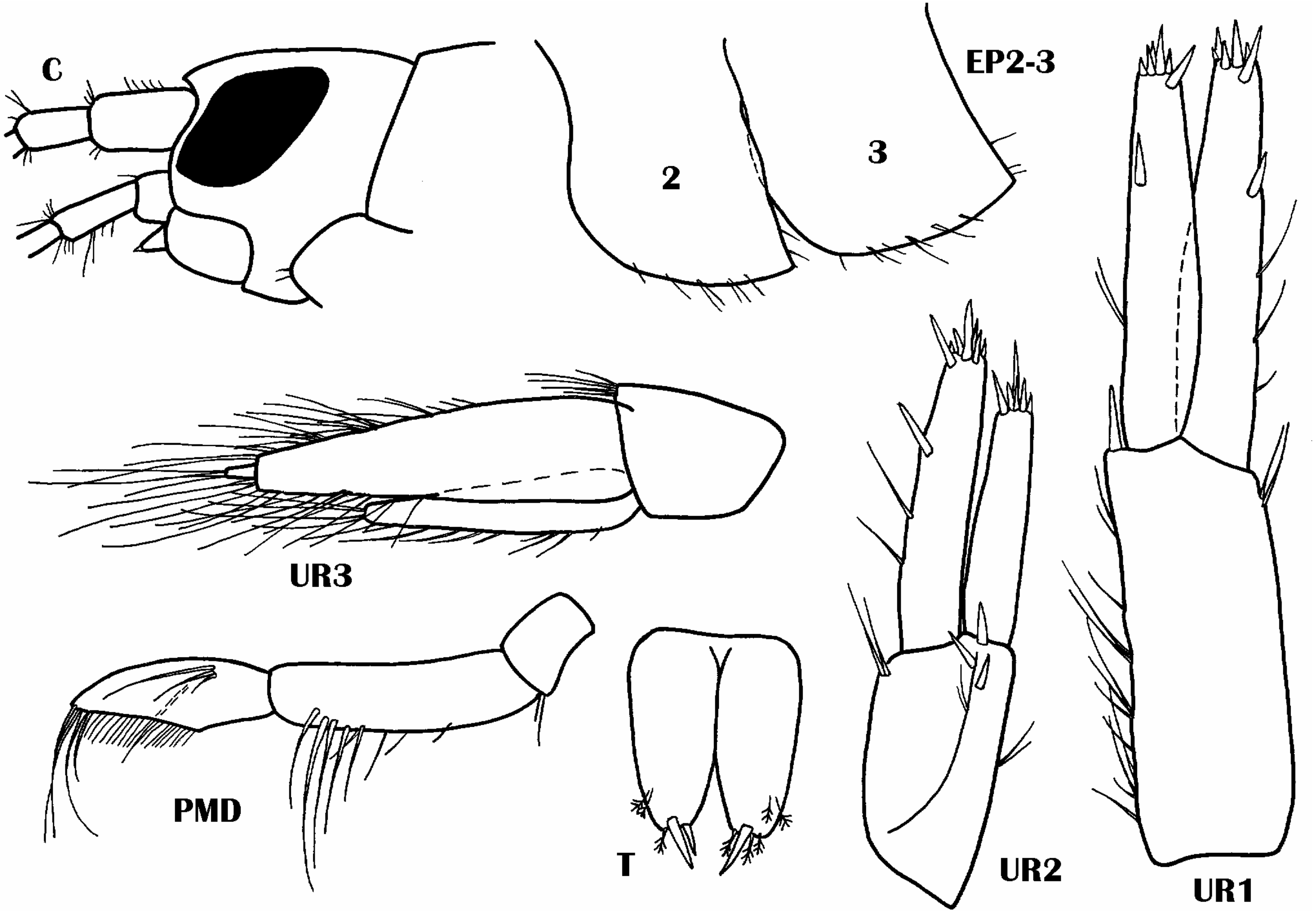


Рис. 29. *Pachyschesis bergi*, ♀

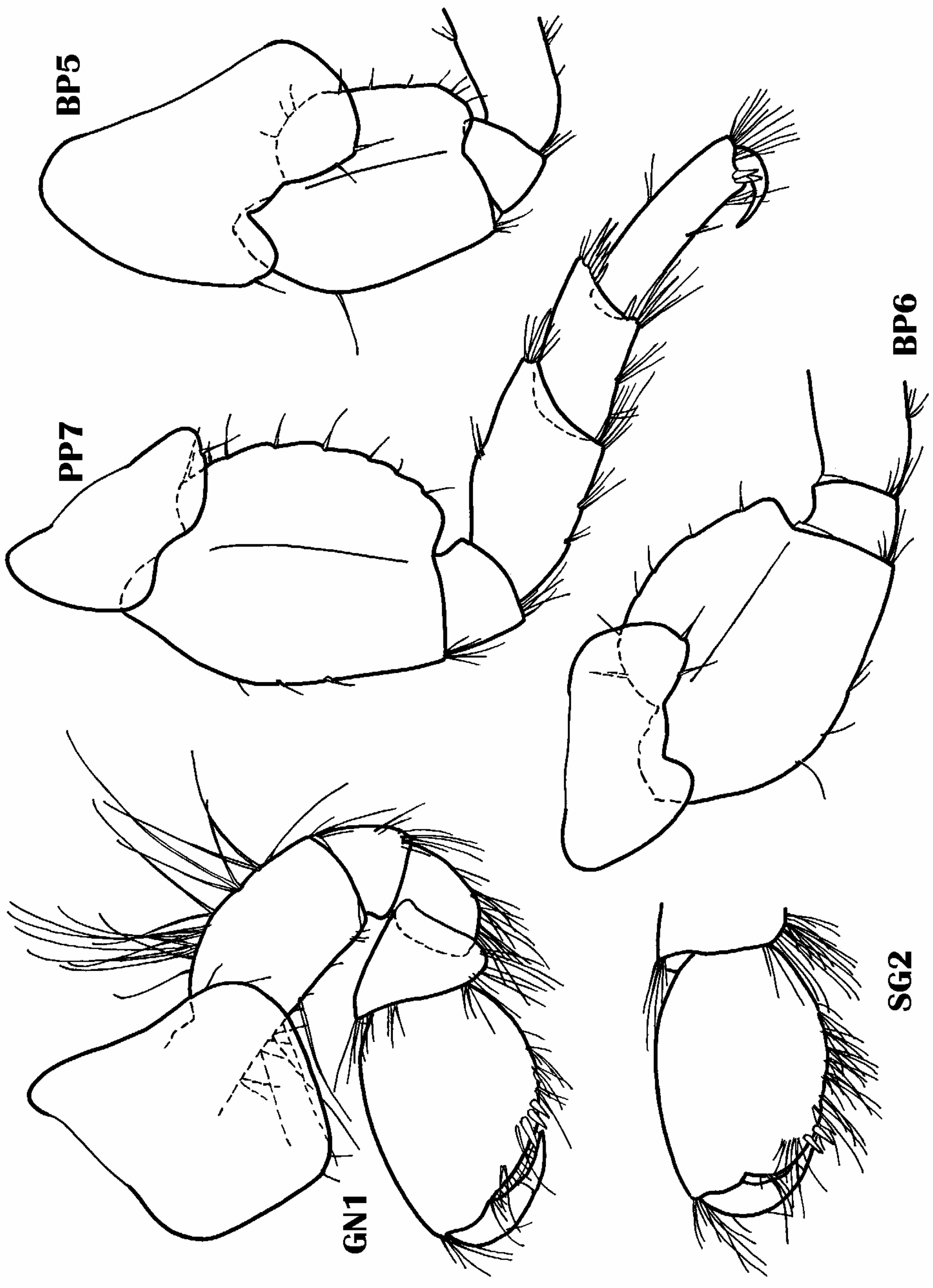


Рис. 30. *Pachyschesis bergi*, ♀

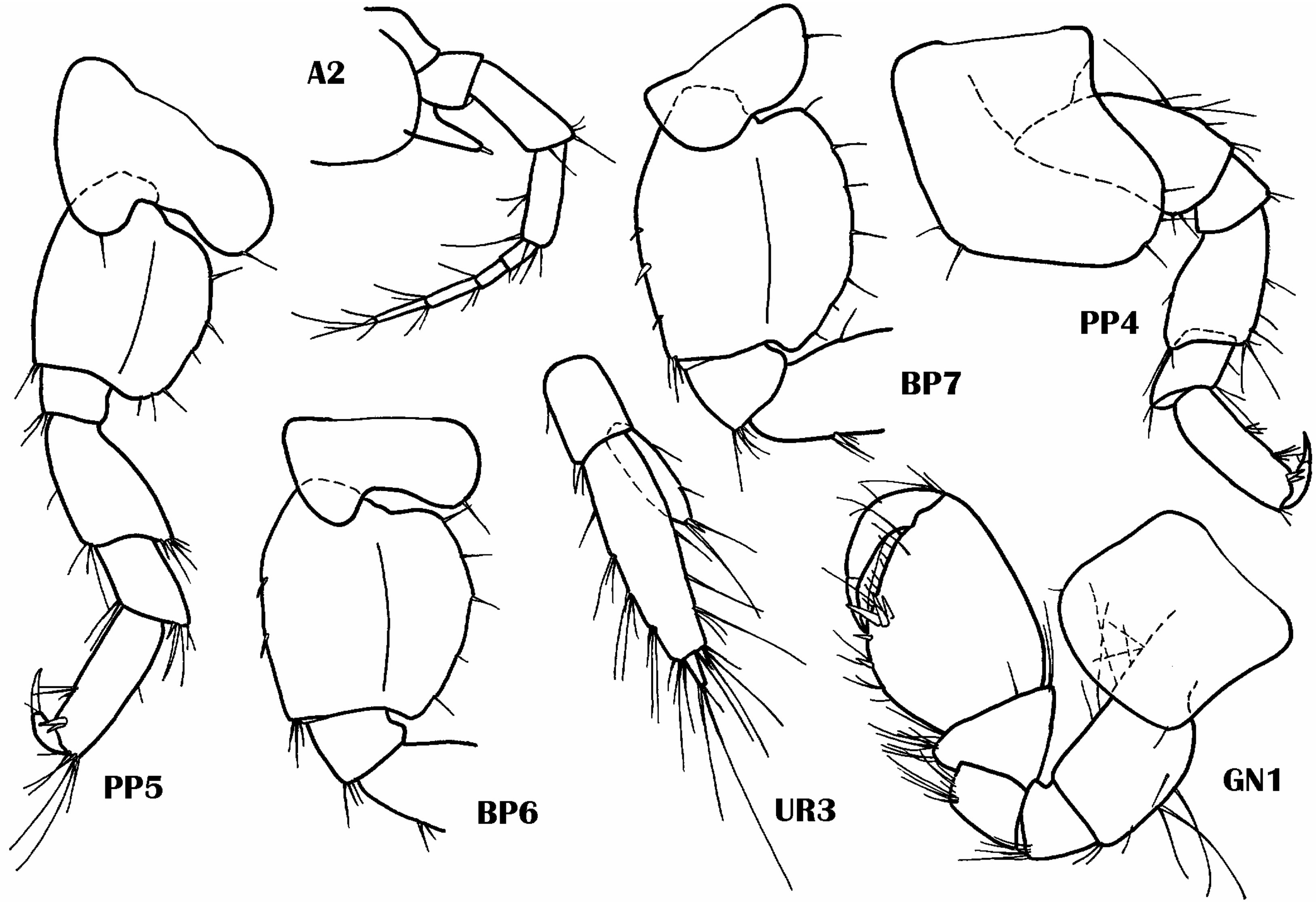


Рис. 31. *Pachyschesis bergi*, ♂

Пальпус мандибулы с ланцетовидным концевым члеником, щетка состоит из длинных щетинок, занимает более половины его длины; по 1 пучку из 1-3 щетинок сидит на боковых сторонах членика. Наружная пластинка максиллы 1 с 6 неразветвленными иглами, несущими едва заметную под микроскопом «гребенку»; внутренняя с 3 перистыми щетинками.

Гнатоподы с умеренно широкими базиподитами, ладони в обеих парах широкие, равной длины, на треть короче головы, в 1 паре миндалевидные, во 2 овальные, пальмарный край с группой граничных шипов.

Коксы 1-3 широкие, с прямым или слегка выпуклым нижним краем и короткими редкими щетинками на закругленных углах; кокса 4 с оттянутой назад, плавно округленной крупной лопастью в нижней половине заднего края; коксы 5-7 устроены типично для рода.

Переоподы 4 заметно короче 3, базиподиты 4 пары почти полностью скрыты под коксальной пластинкой; в обеих парах мероподиты расширены в дистальной половине, в 1,5 раза длиннее карпоподитов; и те, и другие с выдающимся нижне-передним углом; проподиты удлиненные, цилиндрические, слабо изогнутые, с парой граничных шипов на дистальном конце; все членики с щетинками; когти сильно изогнутые, крепкие у основания, утонченные к концу, превышают 1/3 длины проподита. Базиподиты переоподов 5-7 широкие, с хорошо развитым крыловидным краем, нижне-задний угол образует округлую лопасть, спускающуюся до середины исхиоподита (в 6 и 7 парах) или до его конца (в 5 паре), задний край с редкими недлинными щетинками; меро- и карпоподиты с оттянутым нижне-задним углом, первые на 1/4 длиннее вторых, оба членика несут пучки щетинок и группы тонких шипов; проподиты и когти – как в 3-4 парах.

Эпимеральные пластинки 1 пары короткие, округленные, с единичными щетинками; 2 и 3 пары длинные, широкие, со слегка приостренным нижне-задним углом; вдоль их нижнего края – ряд недлинных щетинок (по 1-2 в группе).

Уроподы 1 простираются назад чуть далее 2 пары, и те, и другие снабжены редкими простыми щетинками; шипы сидят на дистальных концах стержней и ветвей, по 1 шипу часто также на боковых сторонах ветвей; наружная ветвь в обеих парах слегка короче внутренней. В уроподах 3 наружная ветвь широкая проксимально, дистально суживается, с коническим вторым члеником; внутренняя ветвь составляет 1/2-2/3 длины наружной, дистально также суженная; обе ветви несут простые щетинки, более длинные и густые в дистальной части.

Тельсон рассечен до основания, с тупыми ветвями, несущими по 1-2 коротких апикальных шипика; на концах ветвей и по их внешним сторонам имеются тонкие пальмовидные щетинки, заметные под микроскопом.

Длина тела 6,2-12,5 мм, яйценосных особей – 9,5 мм и более.

<u>Самец</u> найден в единственном экземпляре; отличается небольшими размерами (6,2 мм) и меньшим, в сравнении с самкой, количеством щетинок на придатках.

ЗАМЕЧАНИЯ. А.Я. Базикалова (1951а), предлагая объединить роды

Pachyschesis и *Eulimnogammarus*, сближала *P. bergi* с *E. obsoletus* (теперь – *Bazikalovia obsoleta*). Проведенное мною сравнение подтвердило их заметное сходство, прежде всего по строению головы, глаза, базиподитов переоподов, эпимеральных пластинок. Подобное сходство, как представляется, отражает близость обоих видов к предковой форме паразитических амфипод (по крайней мере части видов рода *Pachyschesis*, если последний полифилетичен). *B. obsoleta* населяет прибрежные камни и пески (по данным автора, в бухте Большие Коты – до глубины 10 м). Поэтому возможно предполагать, учитывая также глубины обитания близкого к *P. bergi* вида *P. indiscretus*, что переход к паразитизму в свое время совершили какие-то литоральные амфиподы, близкие к группе видов *Bazikalovia obsoleta*, *B. simplex*, *B. simpliciformis*. Отличия *P. bergi* от *B. obsoleta* следующие: присутствие щетинок (а не шипов) на сегментах уросомы; более короткие антенны, особенно 2-й пары; более широкие коксальные пластинки; подклешневидное строение проподитов переоподов (у *B. obsoleta* они устроены обычным для гаммарид образом); уроподы 3 с длинными, довольно густыми щетинками (у *B. obsoleta* – с очень короткими, редкими) и т.д.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Вид специфичен для *Parapallasea lagowskii*, населяет марсупиумы самок. Самцы, вероятно, значительно мельче самок. Размер вынашиваемых самкой яиц – 0,5 x 0,7 мм. Выходящие из яиц молодые рачки имеют длину тела около 2 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Южный Байкал (напротив р. Подкаменной, Крестовки, острова Бакланий Камень, на профиле Танхой – Листвянка); Баргузинский залив; Северный Байкал (профиль Тыя – Немнянка); глубина 250-1050 м. Пока не обнаружен в Селенгинском районе, где на глубинах 100-300 м особи вида-хозяина отлавливаются хоть и не массово, но регулярно (Тахтеев, Механикова, 1996).

Вид был описан А.Я. Базикаловой (1945) по одному экземпляру. Место хранения голотипа неизвестно.

Pachyschesis indiscretus **Tachteew, sp. n.**

Рис. 32-36

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое. Сегменты мезосомы умеренно (иногда значительно) утолщены, с неясными краевыми вздутиями. Уросома короткая. Сегменты мета- и уросомы с немногочисленными щетинками по заднему краю, наиболее длинными на 3 сегменте метасомы. Голова сверху слабо или умеренно выпуклая; рострум невысокий, короткий (около ½ диаметра базального членика антенны 1); межантеннальные лопасти недлинные, плавно округленные, простираются вперед до одного уровня с кончиком рострума. Глаза овальные, наклонно поставленные, их вертикальный диаметр равен 1,5-1,7 диаметра базального членика антенны 1. Цвет глаз у фиксированных особей темный (коричневый или черный); у живых фасетки от темно-красных до черных, разделены белыми промежутками.

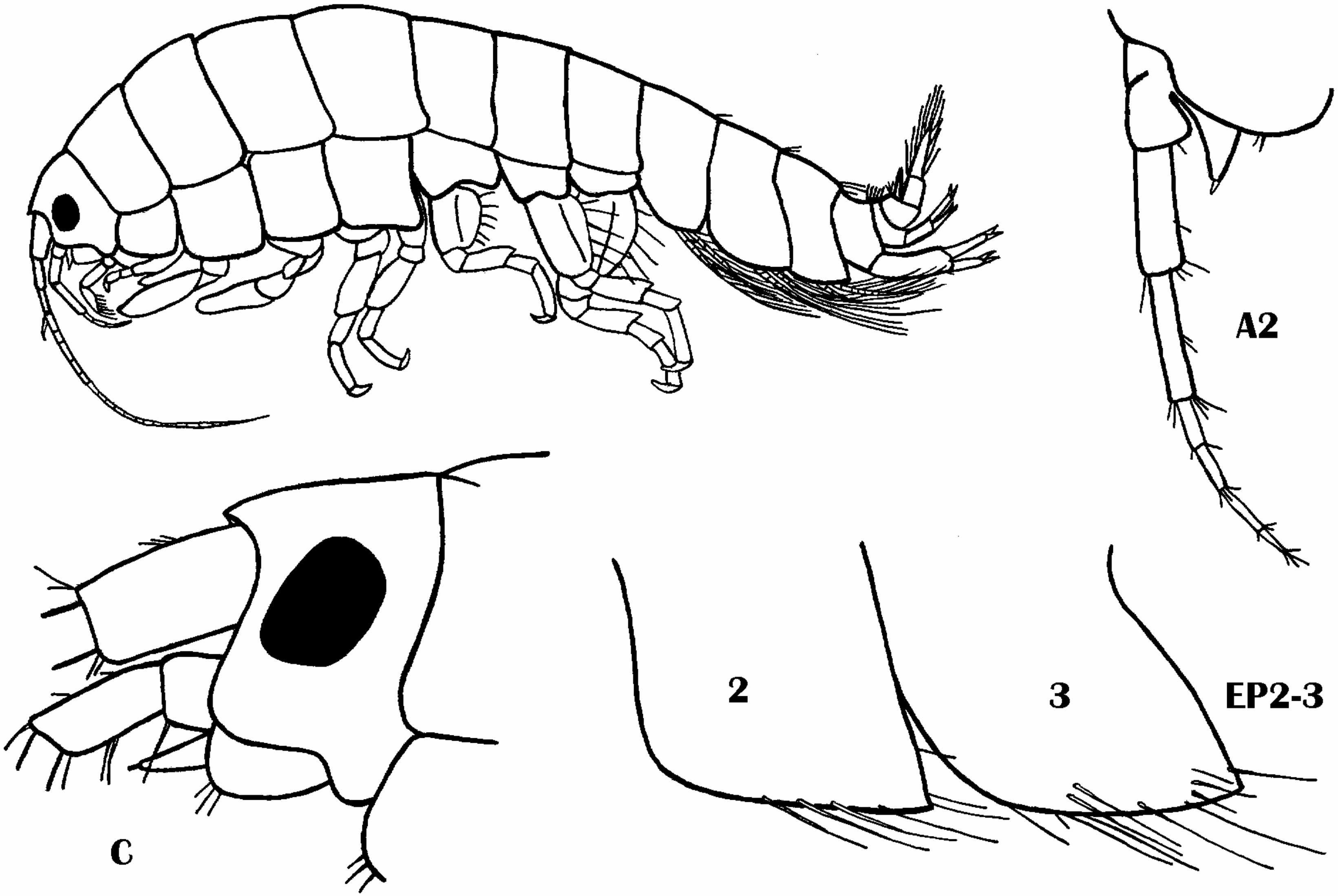


Рис. 32. *Pachyschesis indiscretus* sp. n., ♀

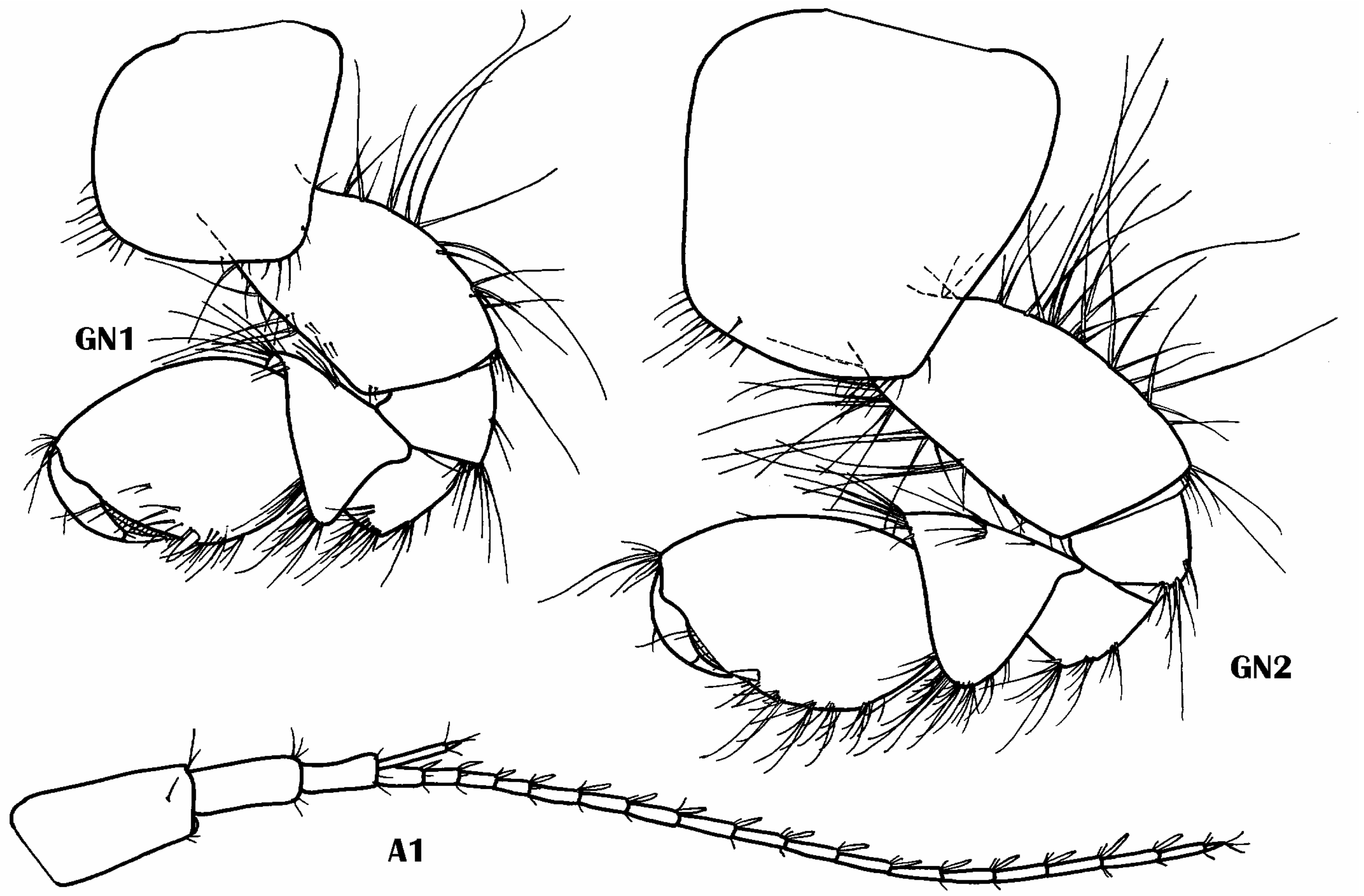


Рис. 33. *Pachyschesis indiscretus* sp. n., ♀

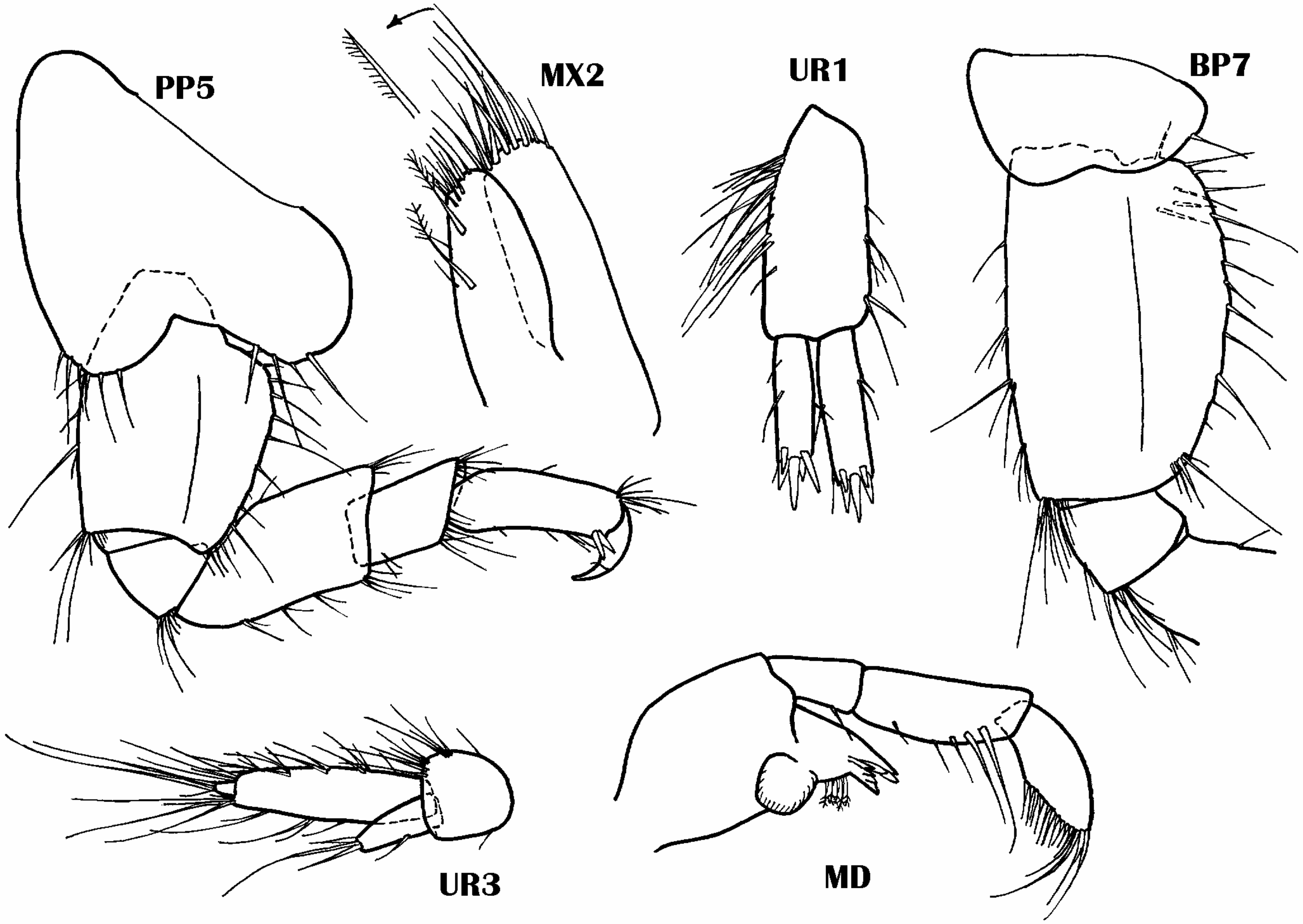


Рис. 34. *Pachyschesis indiscretus* sp. n., ♀

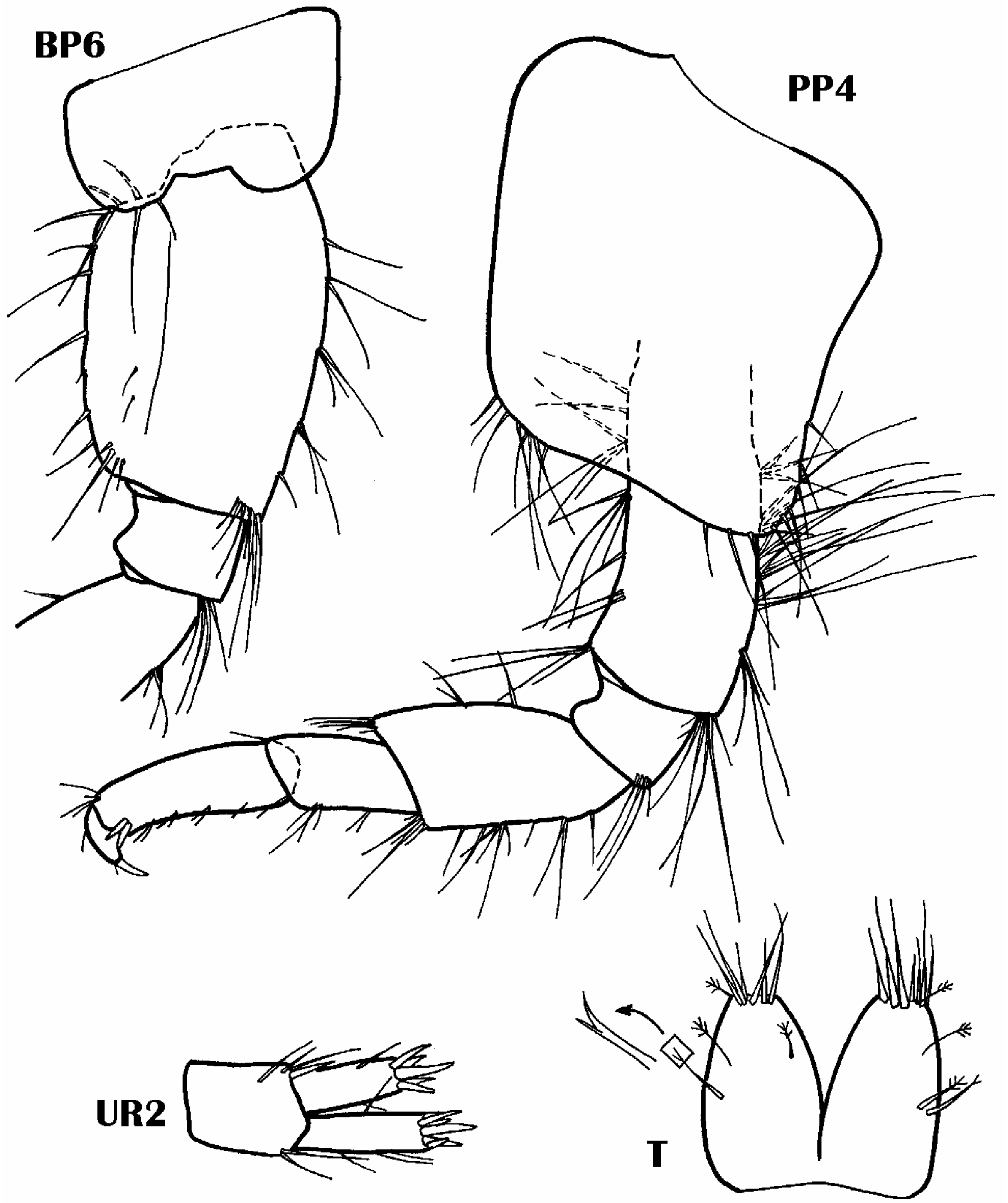


Рис. 35. *Pachyschesis indiscretus* sp. n., ♀

Антенны 1 составляют около 2/5 длины тела, в 2 раза (или чуть более) длиннее антенн 2; базальный членик на треть короче головы, 2-й на треть короче 1-го, 3-й на 1/3-1/4 короче 2-го; в главном жгуте до 16-20 члеников, несущих эстетаски, придаточный жгут из 2 члеников (первый длинный, второй очень короткий). В антеннах 2 антеннальный конус достигает до 1/3-1/2 длины 4 членика стержня; 4 и 5 членики равной длины; в жгуте до 4-5 члеников.

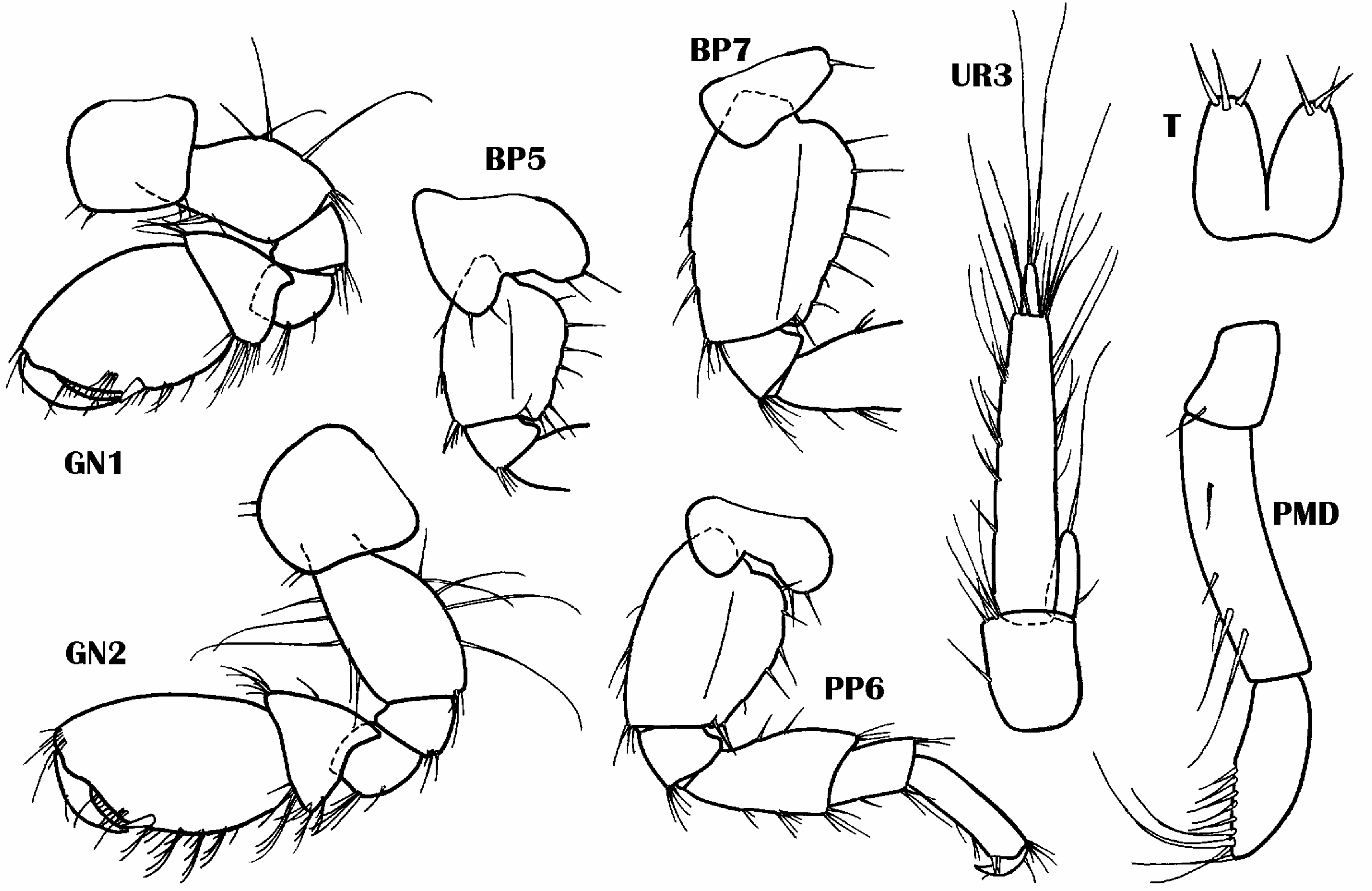


Рис. 36. *Pachyschesis indiscretus* sp. n., ♂

Пальпус мандибулы с коротким ланцетовидным концевым члеником, без щетинок на боковых сторонах, щетка из довольно длинных щетинок, занимает более половины длины членика. Максилла 1 с 6 неразветвленными иглами на наружной пластинке и 3 перистыми щетинками на внутренней. Апикальные щетинки наружной пластинки максиллы 2 очень длинные; на внутренней пластинке косой ряд включает 2 перистых щетинки, сдвинутых к внутреннему краю. В пальпусе максиллипед коготок равен по длине последнему членику.

Коксальные пластинки недлинные, широкие, 1 пара заметно короче трех последующих, их нижний край прямой или слегка выпуклый, на углах – по группе довольно густых щетинок; в 4 паре нижне-задний угол лишь слегка оттянут назад, плавно округленный.

Гнатоподы с широкими базиподитами, снабженными обильными длинными щетинками; ладони в обеих парах миндалевидные, умеренно крупные, по длине короче головы, 2 пара несколько крупнее 1; пальмарный край плавно переходит в нижний, снабжен одним граничным шипом.

Переоподы 4 несколько короче 3; мероподиты расширены в дистальной половине, со слегка выступающим нижне-передним углом; карпоподиты в 1,5 раза короче мероподитов, заметно у́же их, слегка изогнуты; проподиты длинные (примерно равны мероподитам), цилиндрические, слабо изогнутые, одинаковой ширины на всем протяжении или слегка суженные дистально, на их дистальном крае 2 граничных шипа. Когти довольно длинные, сильно изогнутые, крепкие в проксимальной части, утонченные в дистальной. Базиподиты переоподов 5-7 последовательно увеличиваются в длину, крыловидный край с длинными, довольно обильными щетинками, в 5 паре прямой, в нижней части широкий, образует слабо выраженную лопасть; в 6 и 7 парах слабо выпуклый, с плавно округленным нижним углом. Прочие членики и когти – в целом как в 3-4 парах.

Эпимеральные пластинки небольшие, 2 и 3 пары со слегка оттянутым нижне-задним углом, по заднему и нижнему краям сидят длинные, направленные назад щетинки, заходящие также на внешнюю поверхность пластинки в ее нижней части.

Уроподы 1 и 2 недлинные, но не укороченные, вооружены негустыми (за исключением наружного края стержня 1 пары) простыми щетинками; группы шипов сидят только на вершинах ветвей; наружные ветви немного короче внутренних. В уроподах 3 наружная ветвь прямая, в 2,5-3,5 раза длиннее внутренней (чем моложе экземпляр, тем больше это соотношение), с недлинным коническим вторым члеником. Вооружение наружной ветви состоит из простых щетинок, особенно длинных на вершине (почти равных по длине самой ветви); внутренняя ветвь несет на вершине 2-3 щетинки, одна из которых также очень длинная.

Тельсон разделен до основания, ветви овальные, каждая с группой коротких апикальных щетинок; редкие щетинки имеются и по внешним сторонам ветвей, которые при рассмотрении под большим увеличением видны как пальмовидные или двураздельные на конце.

Длина тела до 8,0 мм.

Самец отличается значительно меньшими размерами тела (до 6,9 мм), мелкими коксальными пластинками, более крупными относительными размерами ладоней гнатоподов (граничный шип при этом также один), меньшим количеством щетинок на придатках. Тело довольно стройное, не утолщенное. Наружная ветвь уроподов 3 в 4-5 раз длиннее внутренней.

ЗАМЕЧАНИЯ. Вид близок к *P. branchialis*, от которого отличается более длинными антеннами, более короткими коксальными пластинками (из них 4 пара со слегка оттянутым назад нижне-задним углом, что не свойственно *P. branchialis*), наличием значительного количества щетинок по заднему краю базиподитов переоподов 5-7, более стройными и длинными проподитами переоподов и значительно более длинными их когтями.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Данный вид – единственный в роде *Pachyschesis*, для которого установлен факт обитания его на хозяевах не только различных видов, но и разных родов (*P. lamakini* пока не в счет, поскольку он легко покидает хозяина и в улове мог лишь случайно быть встреченным на неспецифичных видах). Так, *P. indiscretus* встречается в марсупиумах и жаберных полостях *Parapallasea puzyllii nigra*, *Carinurus obscurus*, *Acanthogammarus godlewskii* sensu: Dybowsky, *A. lappaceus*. На первых двух видах отмечен в Селенгинском районе (в основном напротив устья Харауза), на двух последних – в Северном Байкале. Чаще встречается по 1 экз. в особи хозяина, иногда по два; в одном случае самец и молодая самка паразита совместно отмечены в жаберной полости самца *P. p. nigra* с длиной тела 37 мм.

Вероятно, круг хозяев не ограничивается перечисленными видами. Отсутствие гостальной специфичности, некоторые черты морфологии (умеренно утолщенное тело самок, длинные и тонкие проподиты переоподов со слабо выраженным подклешневидным строением, крупные темные глаза), а также факт обитания на небольших глубинах (до 50 м), в отличие от прочих пахисхезисов, являющихся глубоководными животными, свидетельствует об очевидной эволюционной примитивности обсуждаемого вида. Неясно, однако, на каких глубинах – больших или малых – впервые свершился переход амфипод к паразитическому образу жизни.

Окраска живых рачков сиреневая или розовая, с красным кишечником. Цвет глаз указан в описании.

Некоторые экземпляры несут довольно большое количество комменсальных инфузорий, в том числе на спинной и боковой сторонах тела.

По размерам тела виду свойственен значительный половой диморфизм, впрочем, не доходящий до стадии карликовости самцов. Самки имеют длину тела от 4,3 до 8,0 мм при среднем значении 6,1±0,3 мм (n=16); половозрелые самки (с яйцами, молодью или мохнатыми оостегитами) – от 7,4 до 8,0 мм, в среднем 7,7±0,05 мм (n=5). Длина тела самцов варьирует от 3,7 до 6,9 мм при среднем значении 5,2±0,3 мм (n=10). Размер вынашиваемых яиц от 0,3x0,6 до 0,5x0,7 мм. У одной самки с длиной тела 8,3 мм число яиц составило 33, у другой при длине 7,5 мм – 24 яйца. Вы-

ходящая из яиц молодь имеет длину тела около 1,8 мм; уроподы 3 у новорожденной молоди с длинным вторым члеником, составляющим 1/3 длины наружной ветви, которая в 7 раз длиннее внутренней.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Селенгинский район, в основном напротив Харауза (хозяева – *P. puzyllii nigra, C. obscurus*); Северный Байкал вдоль западного берега от губы Сеногда до о. Ярки (хозяева – *A. godlewskii, A. lappaceus*). Глубина 14-50 (до 80?) м.

ЭТИМОЛОГИЯ. Название виду дано по его способности к обитанию на различных хозяевах (indiscretus – лат. «неразборчивый»).

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 7,8 мм – 10.06.1996, губа Сеногда, ст. 28, глуб. 20 м, бимтрал, НИС «Верещагин» (Г. Шапель, И.В. Механикова), хозяин – *Acanthogammarus godlewskii*. Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 3 экз. (2♀♀, 1♂) – из того же сбора; 3 экз. (1♀, 2♂♂) – 28.06.1987, профиль м. Курла – р. Курла, глуб. 14-15 м, трал Сигсби, НИС «Титов» (И.В. Механикова, В.В. Тахтеев); 8 экз. (6♀♀, 2♂♂) – 14.07.1992, напротив дельты Селенги, глуб. 30-50 м, ихтиотрал, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев), хозяин – *Parapallasea puzyllii nigra*; 7 экз. (5♀♀, 2♂♂) – 9.08.1989, у Харауза, глуб. 43-50 м, ил, детрит, бимтрал 1 м, НИС «Обручев» (В.В. Тахтеев), хозяин – *P. puzyllii nigra*.

Pachyschesis branchialis **(Dybowsky, 1874)**
Рис. 37-41

Gammarus branchialis. Dybowsky, 1874, S. 34, 110; Taf. XIV, Fig. 4.

Heterogammarus branchialis. Stebbing, 1899, p. 429. Stebbing, 1906, S. 497. Совинский, 1915, с. 116-119, рис. 127-130; табл. XVII, рис. 7-16.

Branchialogammarus branchialis. Dybowski, 1924, S. 47. Dybowski, 1927b, S. 681. Dybowski, 1927c, S. 20-21.

Non *Pachyschesis branchialis*. Базикалова, 1945 (= *P. bazikalovae*).

Pachyschesis branchialis. Karaman, 1976, p. 32-38, figs. I-IV. Barnard, Barnard, 1983, p. 571, fig. 19B.

Non *Pachyschesis branchialis*. Тахтеев, Механикова, 1993, с. 20-21 (=*P. acanthogammarii*).

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, его грудной отдел толстый. Сегменты метасомы с единичными короткими щетинками по заднему краю; задние края сегментов метасомы с более длинными и густыми щетинками, наклоненными назад. Вдавления на границах между сегментами развиты слабо. Голова сверху значительно выпуклая. Рострум высокий, шлемовидный, по длине равен 2/3 диаметра базального членика антенны 1. Межантеннальные лопасти достигают одного уровня с рострумом или несколько короче, сверху плавно срезаны, снизу образуют небольшой сосцевидный вырост. Глаза у фиксированных особей темные, яйцевидные или почковидные, в нижней части у́же, чем в верхней.

Антенны 1 составляют 1/3-1/4 длины тела и в 2-2,5 раза длиннее антенн 2. Членики стержня последовательно уменьшаются в длину и толщину, базальный членик значительно короче головы. Главный жгут снабжен эстетасками, включает до 16 члеников; придаточный жгутик двучленистый, второй членик развит слабо. В антенне 2 антеннальный конус короткий, равен длине 3 членика или чуть-чуть длиннее его; 5 членик равен

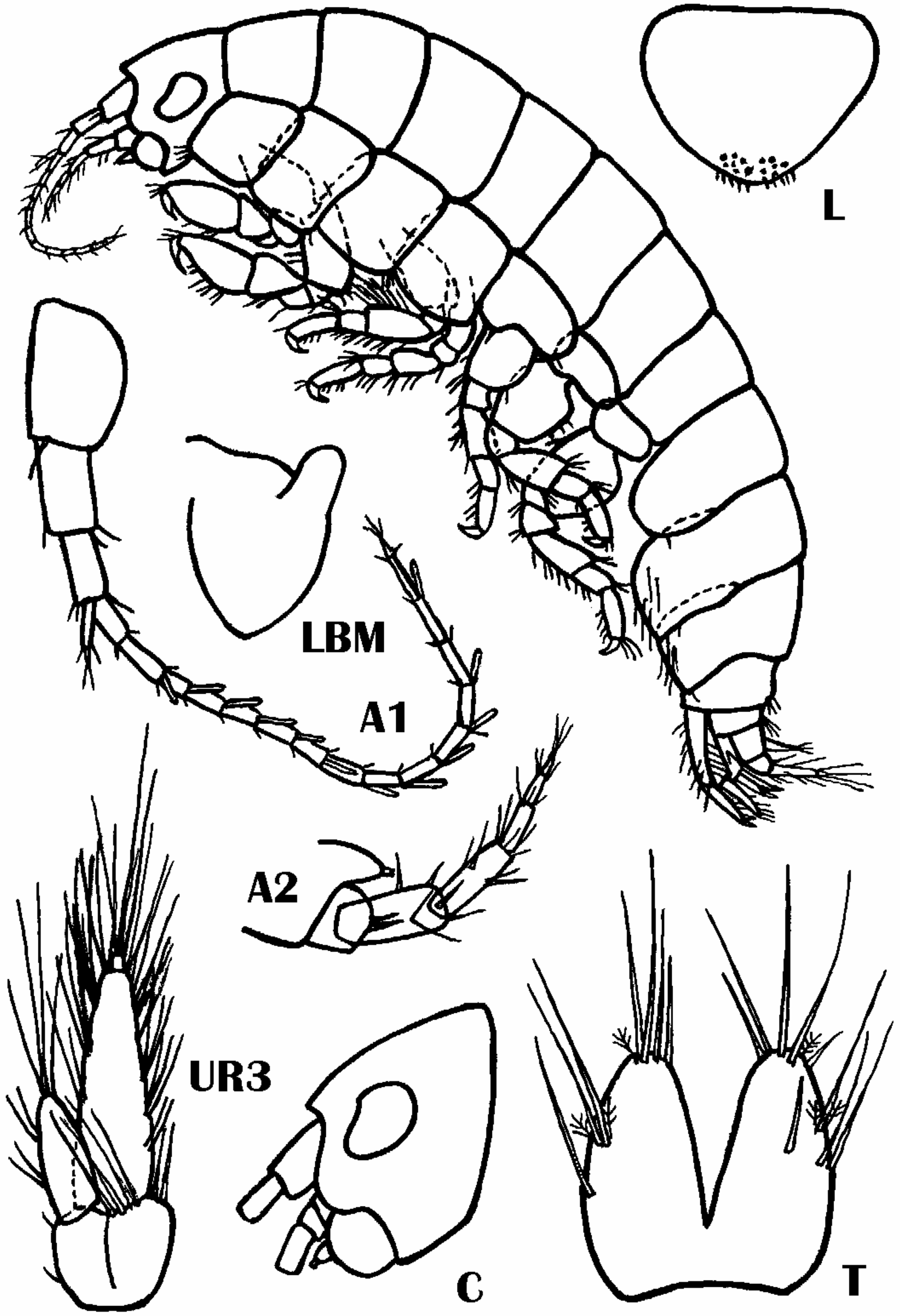


Рис. 37. *Pachyschesis branchialis*, ♀. L – верхняя губа; LBM – нижняя губа (по: Karaman, 1976)

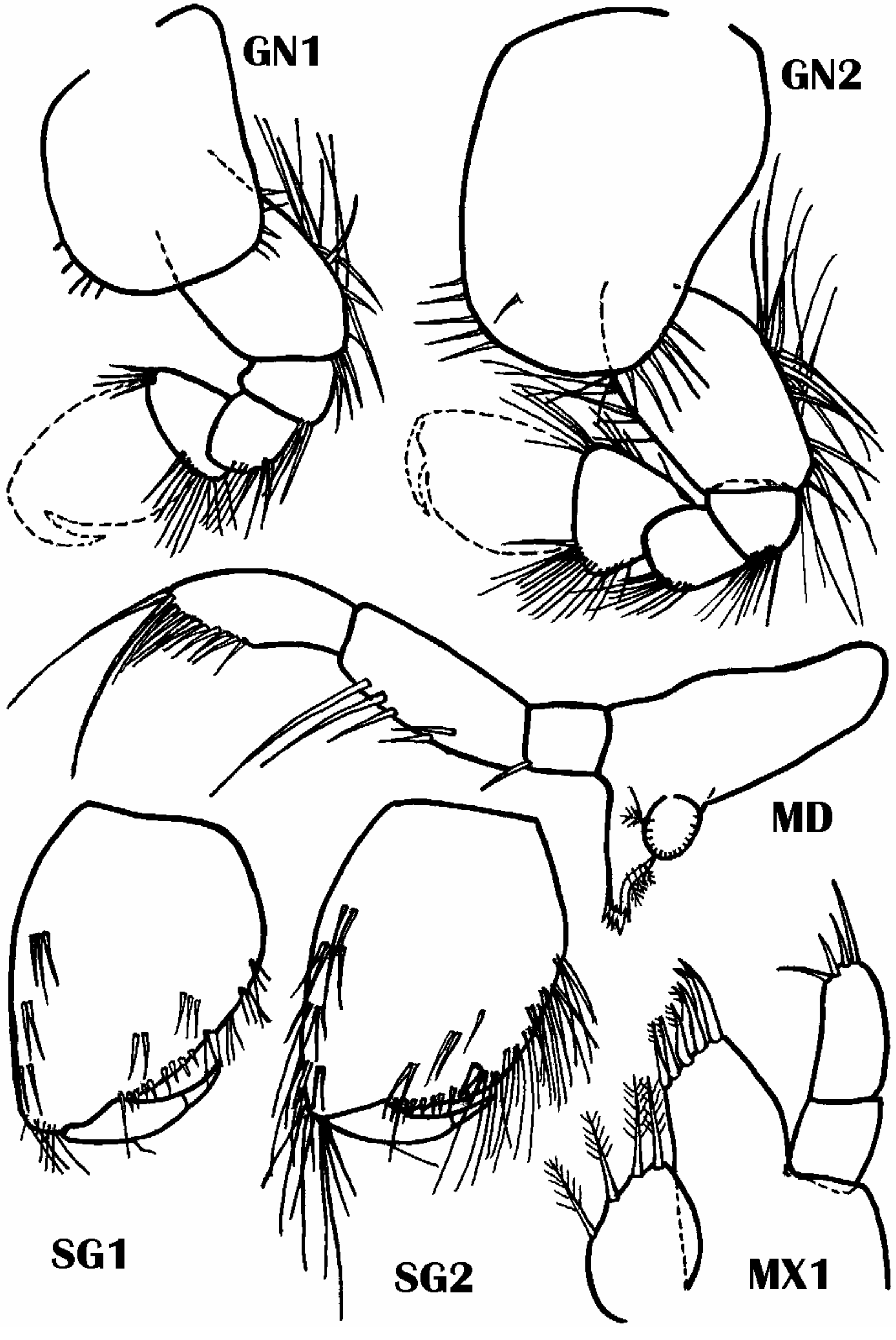


Рис. 38. *Pachyschesis branchialis*, ♀ (по: Karaman, 1976)

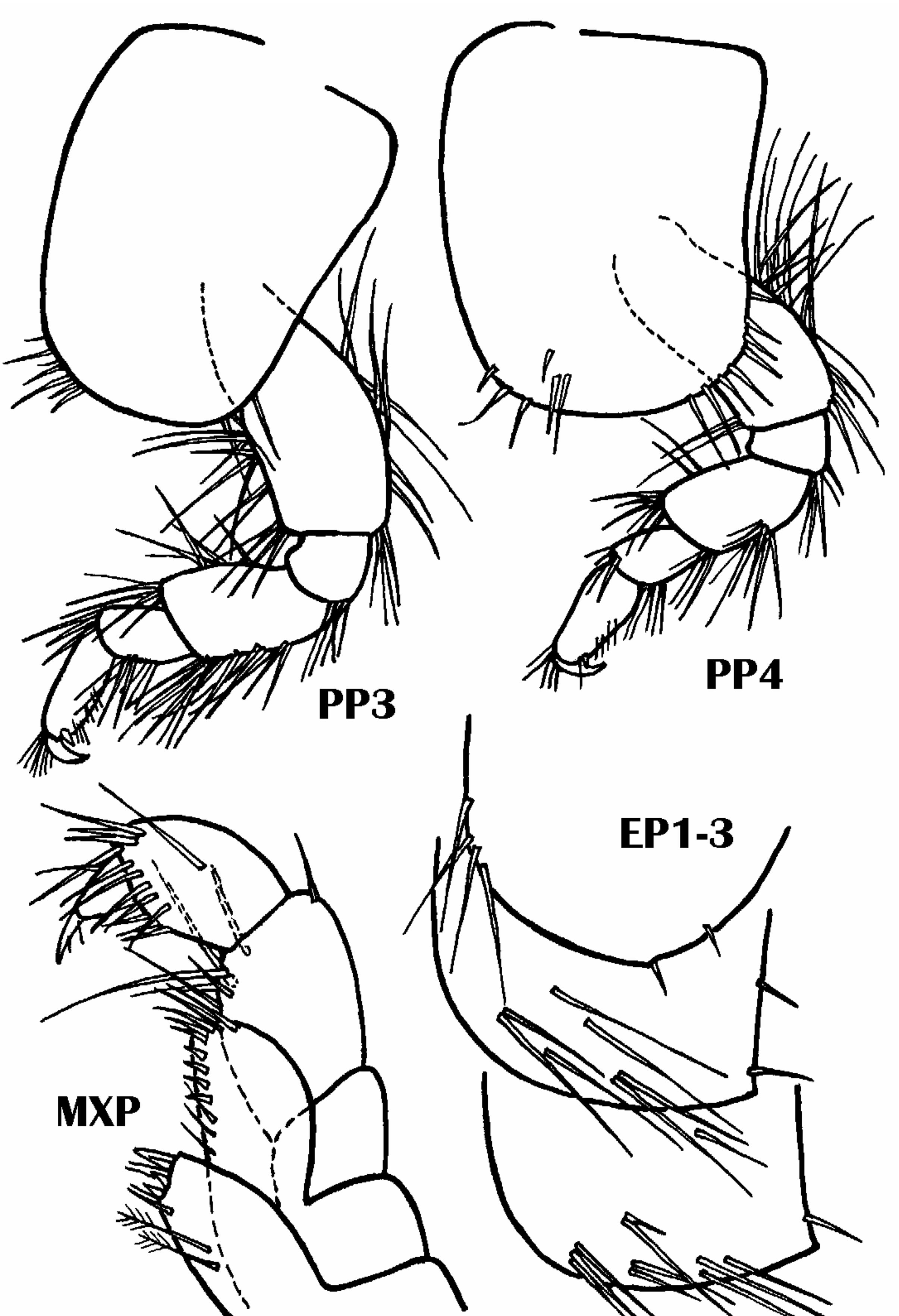


Рис. 39. *Pachyschesis branchialis*, ♀ (по: Karaman, 1976)

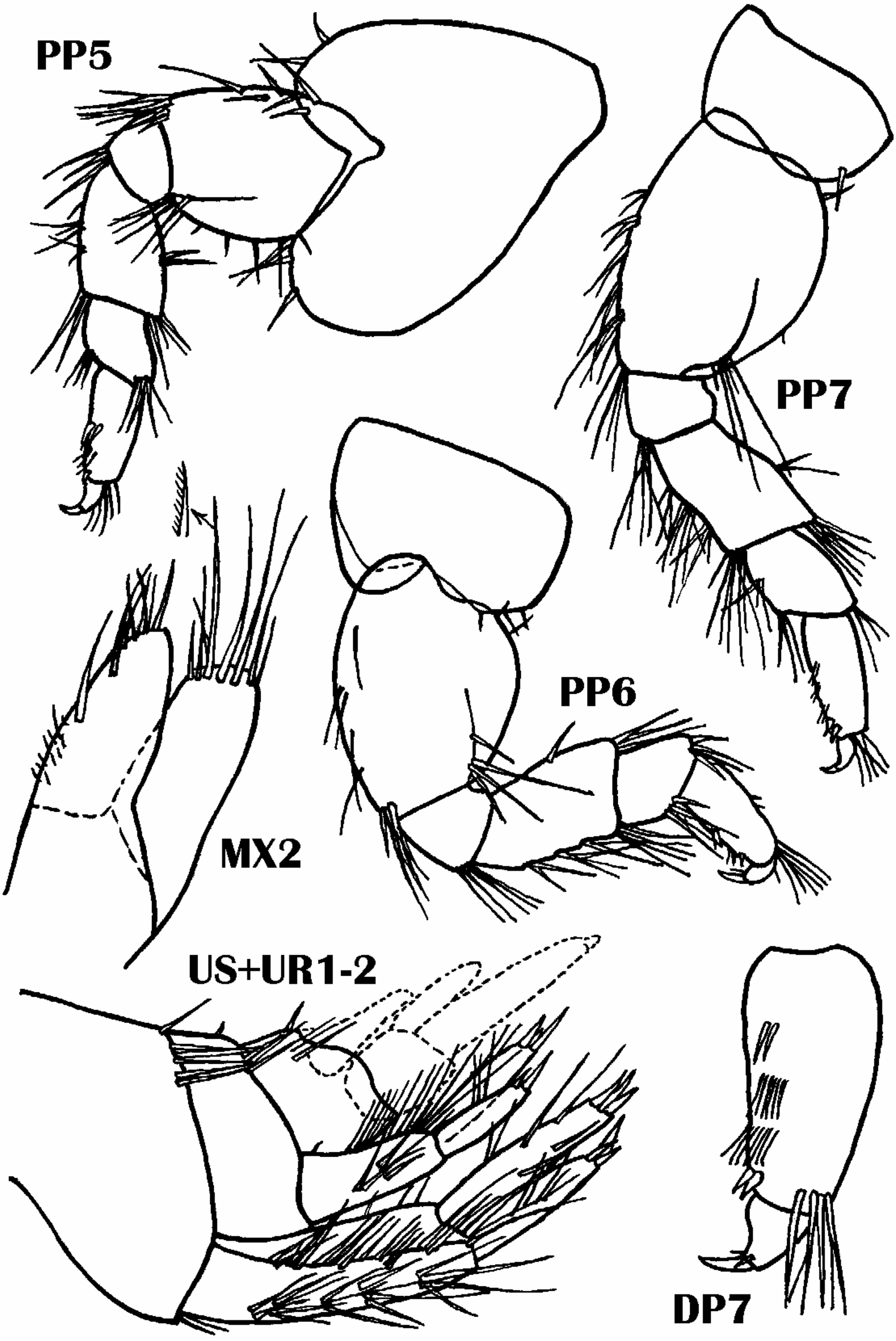


Рис. 40. *Pachyschesis branchialis*, ♀ (по: Karaman, 1976)

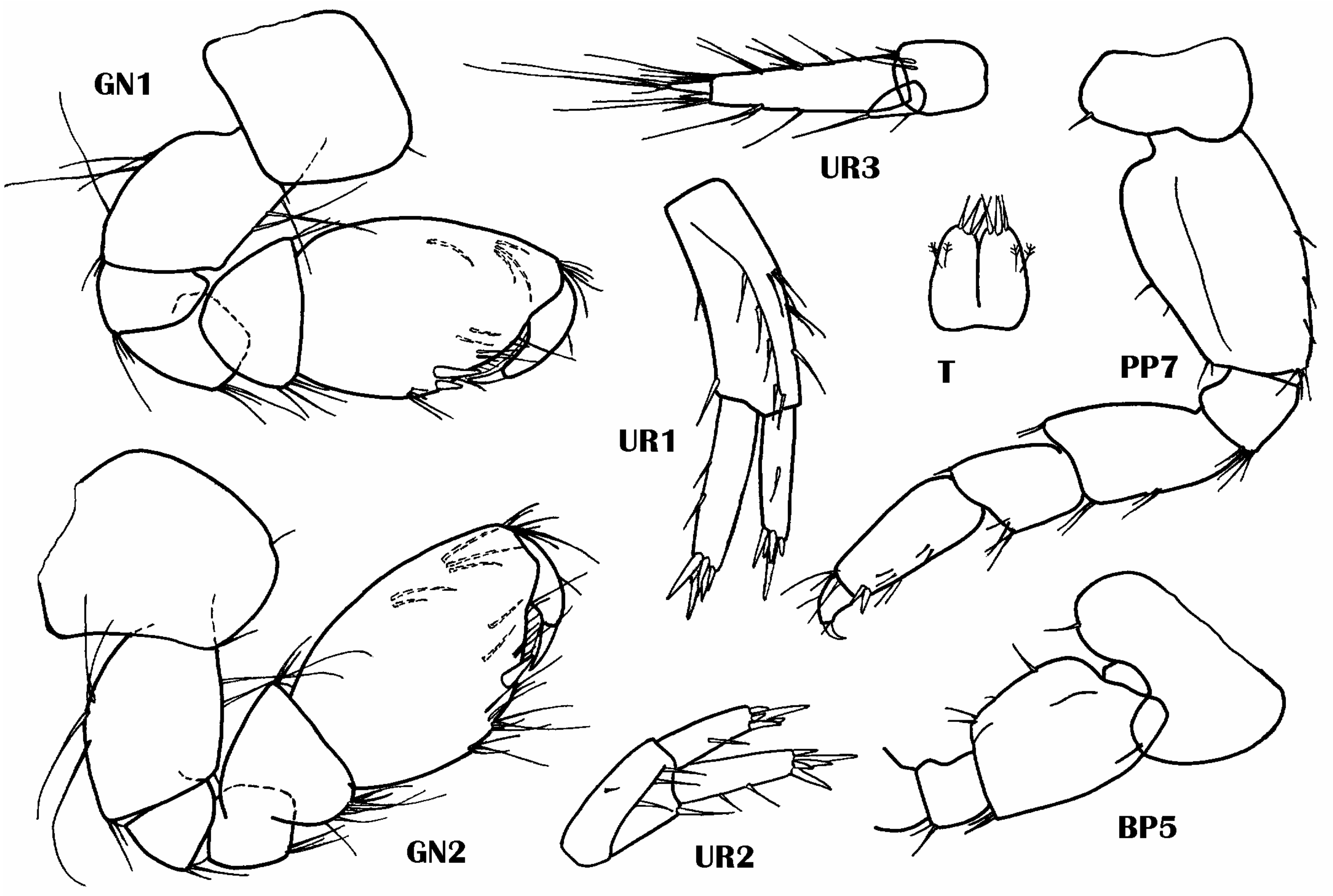


Рис. 41. *Pachyschesis branchialis*, ♂ (оригинал)

длине 4-го или немного короче; жгут трехчленистый.

Ротовые органы слабые. Концевой членик пальпуса мандибулы ланцетовидный, его боковые поверхности несут по 1 щетинке или голые; щетка занимает около половины длины членика. Максилла 1 с коротким пальпусом; наружная пластинка с 7 тонко-гребенчатыми иглами, внутренняя с 3-4 перистыми щетинками.

Гнатоподы с короткими и значительно расширенными базиподитами и миндалевидными ладонями почти равной длины. В 1 паре проподит по верхнему краю несет щетинки только на дистальном конце, ладонь с немногочисленными и недлинными щетинками, ее пальмарный край сильно скошен, с одним слабым граничным шипом. В ладонях 2 пары пальмарный край более выпуклый, без отчетливого угла, имеются более длинные и густые щетинки. Длина ладоней в обеих парах в 1,3-1,5 раза превышает ширину.

Коксы 1-4 крупные (первая пара короче последующих), с плавно округленными углами, снабженными щетинками, и выпуклым нижним краем. Коксы 5 также крупные, их высота превышает длину соответствующего базиподита, передняя лопасть плавно округленная, хорошо развитая. Коксы 6 и 7 невысокие, передняя лопасть в 6 паре имеется, но развита слабо; в 7 паре нижний край лишь со слабой выемкой.

Переоподы 3 несколько длиннее 4; обе пары снабжены длинными густыми щетинками; мероподиты сильно расширены, в 1,5 раза длиннее карподитов; проподиты незначительно и равномерно сужаются дистально, подклешневидного строения; когти короткие, изогнутые, цепкие. В переоподах 5-7 базиподиты последовательно увеличиваются в длину, дистально суживаются, без лопасти на нижне-заднем углу; задний край их голый или с единичными длинными щетинками. Прочие членики устроены как в 3-4 парах.

В эпимеральных пластинках передние углы сильно и плавно скошены, задние почти прямые; с наружной стороны вдоль нижнего края по несколько пучков длинных щетинок, торчащих назад и в стороны.

Уроподы 1 и 2 простираются назад до одного уровня, их наружные ветви слегка короче внутренних; и стержни, и ветви вооружены пучками густых и длинных щетинок; на концах ветвей – по группе апикальных шипов. Уроподы 3 также с пучками длинных и густых простых щетинок, из которых апикальные по длине равны соответствующим ветвям или превышают их; наружная ветвь двучленистая, с коротким и тонким вторым члеником; внутренняя ветвь в 2,2-4 раза короче наружной (у молодых самок это соотношение больше).

Тельсон рассечен почти до основания, ветви с довольно длинными щетинками на концах (достигающими длины самого тельсона) и наружных краях; среди щетинок имеются единичные микроскопические пальмовидные волоски.

Длина тела до 11,0 мм.

<u>Самец</u>. Отличается карликовыми размерами (5,0 мм), тонким телом,

большей относительной длиной антенн 1 (чуть превышающими 1/3 длины тела), более крупными и удлиненными ладонями гнатоподов (длина в 1,5-1,8 раза превышает ширину), прямыми задними краями базиподитов 5-7 переоподов, более сильной разницей длин ветвей уроподов 3 (наружная немного более чем в 4 раза длиннее внутренней) и малым количеством щетинок на всех сегментах и придатках тела.

ЗАМЕЧАНИЯ. За данный вид неоднократно принимались различные другие виды *Pachyschesis*. Б.И. Дыбовский (Dybowsky, 1874), описывая *P. branchialis*, указывал, что он населяет марсупиумы (у самок) и жаберные полости (у самцов) *Eulimnogammarus czerskii*, *Parapallasea borowskii*, *P. borowskii* var. *dichrous* и *Corophiomorphus kietlienskii*. Скорее всего, указание этого вида для мелководного *E. czerskii* ошибочное. Нам пока не удавалось обнаружить паразитических амфипод ни у *E. czerskii*, ни у *C. kietlienskii*.

В.К. Совинский (1915) не имел собственного материала по *P. branchialis* и переописал его по экземплярам из сборов Б.И. Дыбовского, хранящихся в Санкт-Петербурге (в настоящее время они, очевидно, утрачены).

В.Ч. Дорогостайским в районе Больших Котов в выводковых сумках *Carinogammarus wagii pallidus*, добытых с глубины 200 м, найдены несколько экземпляров, определенных как *P. branchialis* (Кожов, 1931) – вероятнее всего, ошибочно.

А.Я. Базикалова (1945) определяла как «*P. branchialis*» всех имевшихся у нее *Pachyschesis*, за исключением описанного ею *P. bergi* (но даже и его порой принимала за *P. branchialis*). В этом убеждает просмотр ее рабочей коллекции. Ее описание *P. branchialis* оказалось сборным. То, что оно не соответствует *P. branchialis* в смысле Б.И. Дыбовского, впервые обнаружил Г.С. Караман (Karaman, 1976). Описанный в книге А.Я. Базикаловой вид он назвал *P. bazikalovae* sp. n. (см. далее).

В нашей недавней работе по биологии *Pachyschesis* (Тахтеев, Механикова, 1993) вид *P. branchialis* также определялся неверно; в действительности нами был исследован *P. acanthogammarii* sp. n.

Просмотр синтипов *P. branchialis*, хранящихся в гамбургской коллекции (Andres, Lott, 1977), сравнение их с первоописанием и рисунками Б.И. Дыбовского, а также с подробным иллюстрированным описанием Г.С. Карамана (Karaman, 1976), переисследовавшего материал Б.И.Дыбовского, хранящийся в Берлине, и с моим собственным материалом позволяет утверждать, что истинный *P. branchialis* – это вид, населяющий *Parapallasea borowskii* (с ее разновидностями) и характеризующийся сильно выпуклой головой, темно пигментированными глазами, коротким антеннальным конусом, крупными коксальными пластинками с выпуклыми нижними краями. Он наиболее близок к группе видов *P. bergi* – *P. indiscretus*; в свою очередь, намечается отдаленное, неясное сходство амфипод этой группы с *P. karabanowi* – одним из наиболее продвинутых представителей рода.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Вид населяет марсупиальные сумки

Parapallasea borowskii (Dyb.). Хозяин – обычный для глубинной зоны Байкала, но не массовый нектобентический вид амфипод (Тахтеев, Механикова, 1996). Соответственно и паразит встречается редко. Отмечен факт совместного присутствия в одной особи 2 экз. (самца и самки). Выходящая из марсупиума молодь имеет длину тела 2 мм. Самки размером 8-8,5 мм несут оостегиты, еще лишенные щетинок.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южный Байкал (Б.И. Дыбовский); Северный Байкал у мыса Покойники и на Сосновской банке. Глубина 30-200 м (по моим данным); Б.И. Дыбовским глубина его находок не указана.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Часть синтипов (3♀♀) хранится в Зоологическом институте и Зоологическом музее Гамбургского университета, № 21580 (Andres, Lott, 1977). По-видимому, синтипами являются также 3 экз. из коллекции Музея природоведения Университета им. Гумбольдта (Берлин), исследованные Г.С. Караманом (1976) и не имеющие соответствующей маркировки.

Pachyschesis cucuschonok **Tachteew, sp. n.**

Рис. 42-44

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое. Сегменты мезосомы очень толстые у половозрелых особей, нормальной толщины у молодых. Уросома короткая. Сегменты мета- и уросомы с редкими короткими щетинками по заднему краю. Голова дорсально сильно выпуклая, в передней части покатая; рострум шлемовидный, по длине равен диаметру базального членика антенны 1 или несколько короче; межантеннальные лопасти широкие, спереди плавно срезанные, простираются вперед не далее кончика рострума. Глаза крайне крупные, занимают большую часть боковой поверхности головы, простираются на межантеннальную лопасть, занимая ее почти всю; передний край глаза вогнутый, нижне-задний угол плавно срезанный; цвет глаз красный у живых особей, коричневый или буровато-розовый у фиксированных.

Антенны 1 в 2,5 раза короче тела и во столько же раз длиннее антенн 2; базальный членик стержня цилиндрический, не толстый, в 2 раза короче головы; 2 и 3 членики каждый на 1/3-1/4 короче предыдущего; в главном жгуте до 33 члеников, коротких в проксимальной части, более длинных в дистальной, снабженных эстетасками (у части фиксированных экземпляров и на постоянных препаратах эстетаски тонкие, трудно отличимы от щетинок); придаточный жгутик 3-членистый, третий членик очень короткий. В антенне 2 антеннальный конус достигает 2/5 длины 4 членика, который равен по длине 5; в жгуте до 5 члеников.

В пальпусе мандибулы концевой членик ланцетовидный, неширокий, с латеральными пучками щетинок; щетка занимает около 1/2 длины членика. В максилле 1 наружная пластинка с 6 неразветвленными иглами, имеющими слабое одностороннее оперение, внутренняя с 5 перистыми щетинками. В максилле 2 наружная пластинка с длинными апикальными щетинками, на внутренней пластинке косой ряд из 3-4 перистых щетинок, сдвинутых к внутреннему краю. В максиллипедах пальпус несет пучки

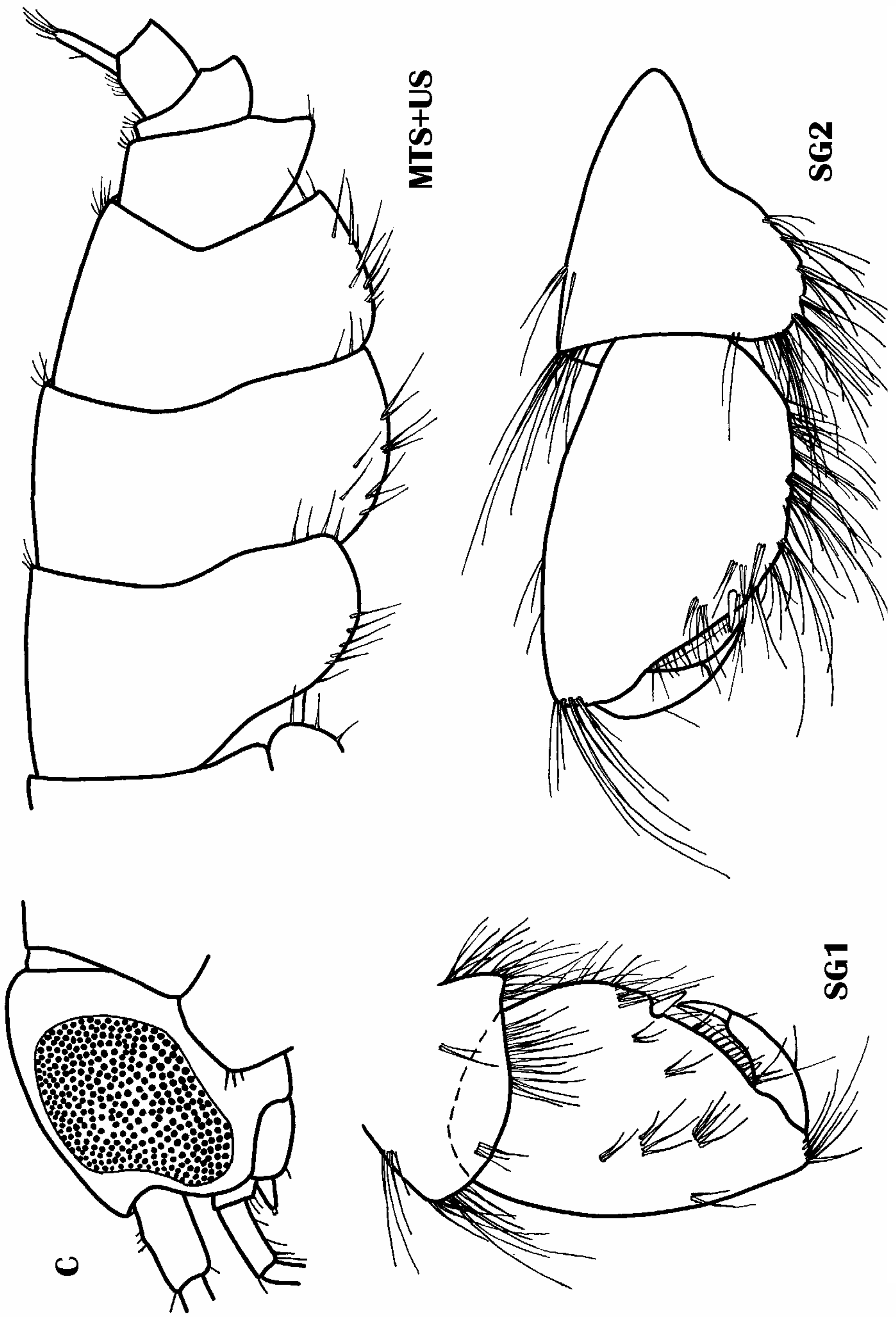


Рис. 42. *Pachyschesis cucuschonok* sp. n., ♀

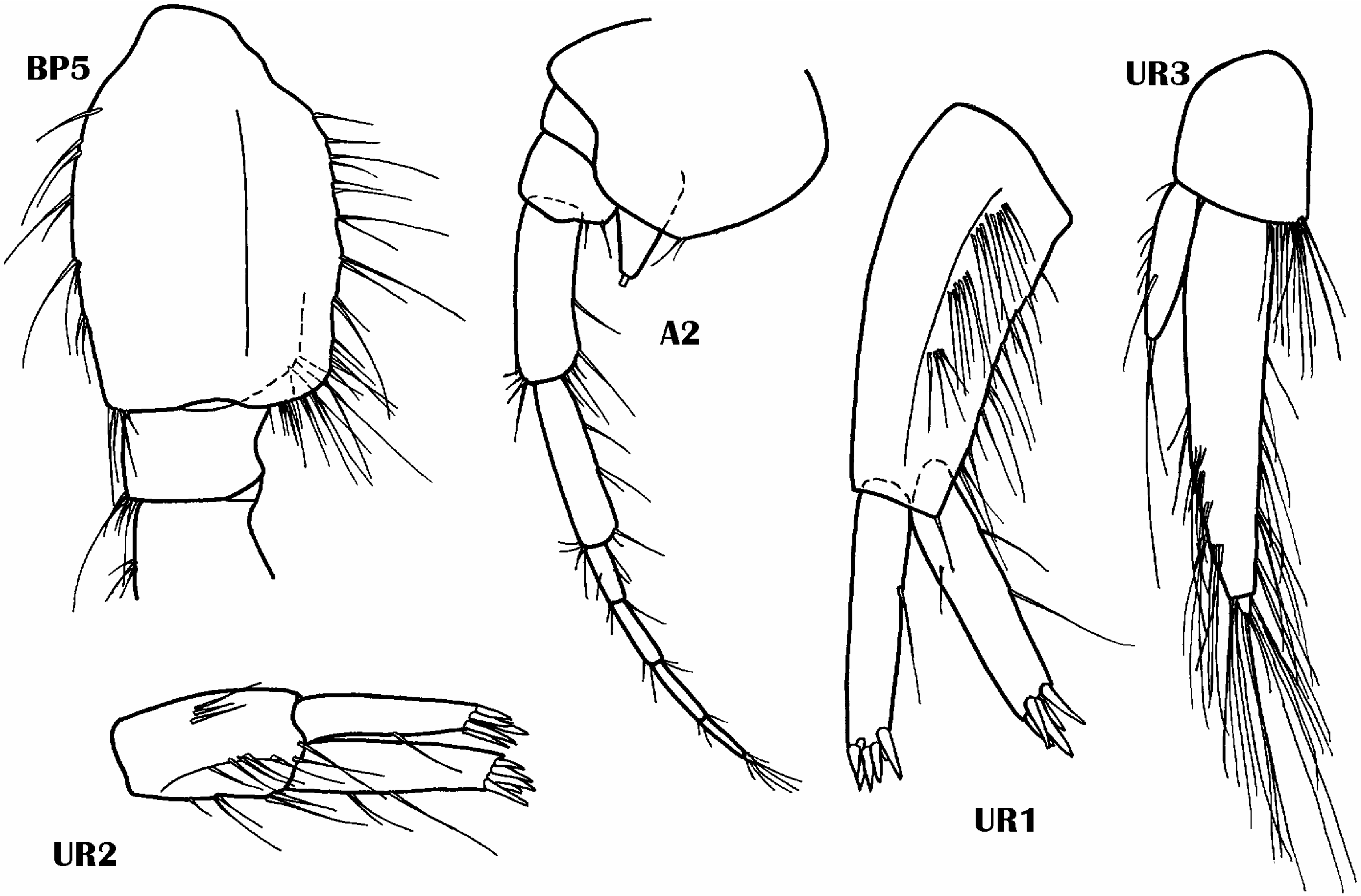


Рис. 43. *Pachyschesis cucuschonok* sp. n., ♀

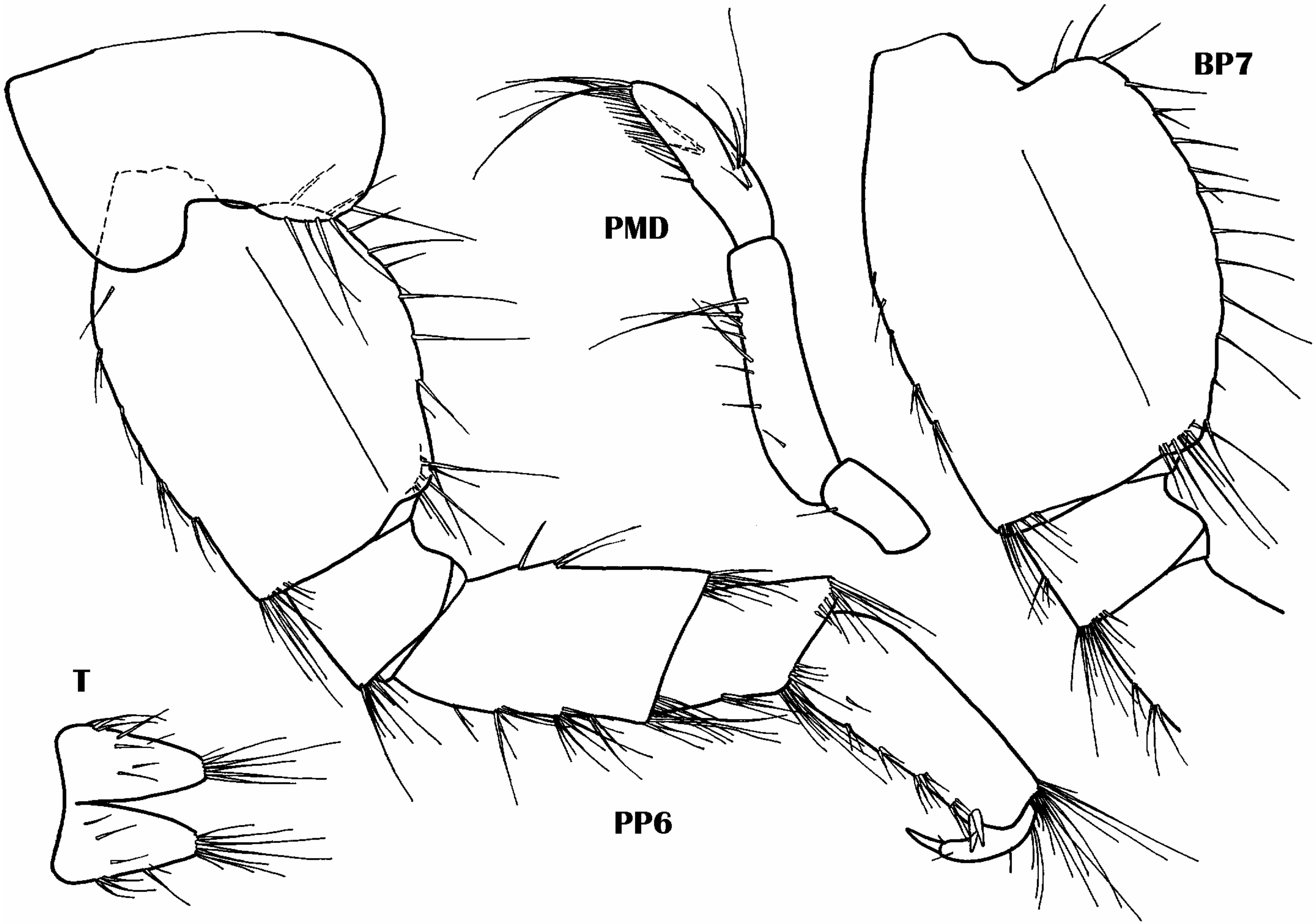


Рис. 44. *Pachyschesis cucuschonok* sp. n., ♀

длинных щетинок на концевом членике, который почти равен по длине среднему; коготок составляет 2/3 длины концевого членика, с тонким длинным «наконечником»; наружная лопасть не достигает середины среднего членика пальпуса, внутренняя простирается до его основания.

Гнатоподы с широкими базиподитами и крупными ладонями удлиненно-миндалевидной формы. Ладони 2 пары несколько длиннее 1, при равной с ними ширине. Пальмарный край в обеих парах выпуклый, плавно переходит в нижний, с 1 граничным шипом. Все членики, включая ладони, с длинными густыми щетинками.

Коксальные пластинки 1 заметно меньше, чем 2-4, их передний край короче заднего, слегка заходит на боковую поверхность головы; коксы 2-3 широкие, слегка суженные книзу, их нижний край прямой или выпуклый, нижне-передний угол плавно округлен. В 4 паре задний край образует в нижней части округленную, слегка оттянутую назад лопасть, усаженную веером щетинок. Коксы 5-7 типичного для рода устройства.

Переоподы 3 существенно длиннее 4, обе пары с умеренно расширенными бази- и мероподитами; карподиты на треть короче мероподитов; проподиты равны по длине мероподитам, цилиндрические, слабо изогнутые, слегка суженные дистально, в нижней части подклешневидные, с 2 граничными шипами. Когти не укороченные, цепкие, широкие у основания, с тонким острием. Переоподы 5-7 последовательно увеличиваются в длину; базиподиты 5 пары почти прямоугольные, крыловидный край в нижней части широкий, но не образует свисающей вниз лопасти; базиподиты 6-7 плавно суживаются книзу; задний край во всех трех парах с довольно многочисленными длинными щетинками. Прочие членики и когти – как в 3-4 парах, все они несут щетинки; на проподитах щетинки короткие, за исключением одного пучка у основания когтя; имеется также пара граничных шипиков.

Эпимеральные пластинки крупные, широкие, нижне-задние углы во 2 и 3 парах почти прямые; вдоль нижнего края сидят одиночные и собранные в пучки длинные щетинки, часто переходящие и на боковую поверхность пластинки в ее нижней части; по заднему краю щетинки немногочисленные.

В уроподах 1 и 2 ветви не укорочены, почти равной длины или наружная чуть короче внутренней, каждая несет группу апикальных шипов и единичные простые щетинки по краям; в 1 паре ветви чуть короче стержня, во 2 – равны ему или слегка длиннее; простые щетинки на стержнях гуще, чем на ветвях. В уроподах 3 наружная ветвь длинная, слегка изогнута дорсовентрально, сужена дистально, в 2,5-3 раза длиннее внутренней (у молодых особей – до 5 раз), с коротким коническим вторым члеником. Вооружены уроподы 3 пучками простых щетинок, наиболее длинных и густых на дистальных концах ветвей.

Тельсон рассечен до основания, ветви удлиненно-овальные, с густыми и длинными щетинками на вершинах и более короткими и редкими – на наружной и верхней стороне.

Длина тела до 13,7 мм.

Самец неизвестен.

ЗАМЕЧАНИЯ. Данный вид легко отличается от прочих аномально большим размером глаза, который не бывает густо-черным, но в то же время никогда полностью не обесцвечивается на фиксированных экземплярах. По своей морфологии *P. cucuschonok* довольно близок к *P. indiscretus* (устройство коксальных пластинок, переоподов, уроподов 1 и 2 и др.) и в то же время обнаруживает некоторое сходство с *P. crassus*. Паразитический образ жизни сказался на морфологии этого вида сильнее, чем у *P. indiscretus*, но в меньшей степени, чем у *P. crassus*.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Вид обитает в марсупиумах самок *Abyssogammarus sarmatus sarmatus* и *A. sarmatus echinatus*. Номинативный подвид хозяина встречается в траловых уловах редко и в небольшом числе, но по всему Байкалу; подвид *echinatus* еще более редок, хотя и обнаружен в виде крупного скопления в районе Бакланьего камня (Тахтеев, Механикова, 1996). Благодаря редкой встречаемости хозяев паразит также попадается очень редко. Для живых рачков характерен очень большой красный глаз; А.Я. Базикалова на одной из этикеток отметила, что в теле имеются красные жировые включения. Самцы пока не встречены. Особь длиной 2,0 мм еще не имеет признаков пола. Длина тела неполовозрелых самок – 4,7-5,8 мм. При длине тела 8,6 мм и более отмечаются уже мохнатые оостегиты. В марсупиуме самки длиной 13,7 мм насчитано 211 яиц размером 0,6x0,4 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Южный Байкал (напротив о. Бакланий Камень и у пос. Листвянка), глубина 102-1050 м.

ЭТИМОЛОГИЯ. Вид назван по аналогии с гнездовым паразитом у птиц – птенцом кукушки.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 8,6 мм – 7.10.1993, против Бакланьего Камня, глуб. 102 м, песок, детрит; трал, НИС «Титов» (Т.Я. Ситникова); хозяин – *A. sarmatus echinatus* (марсупиум). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 2 экз. (1♀, 1 juv.) – из того же сбора; 1 экз. (♀) – 7.10.1993, напротив Бакланьего камня, глуб. 500 м, трал, НИС «Титов» (О.А. Тимошкин), хозяин – *A. sarmatus echinatus*; 1 экз. (♀) – 5.06.1948, Лиственичное, глуб. 400 м (А.Я. Базикалова), хозяин – *A. sarmatus sarmatus*.

***Pachyschesis crassus* (Sowinsky, 1915)**

Рис. 45-48

Echinogammarus (?) crassus. Совинский, 1915, с. 201-202, рис. 196, 197; табл. XXVI, рис. 37; табл. XXVII, рис. 15-22.

Crassoechinogammarus crassus. Dybowski, 1924, S. 50.

Leucophthalmo crassus. Dybowski, 1927b, S. 682.

Leucophthalmoechinogammarus crassus. Dybowski, 1927c, S. 33.

Pachyschesis crassus. Базикалова, 1945, с. 274-275. Karaman, 1976, p. 41-41. Barnard, Barnard, 1983, p. 571.

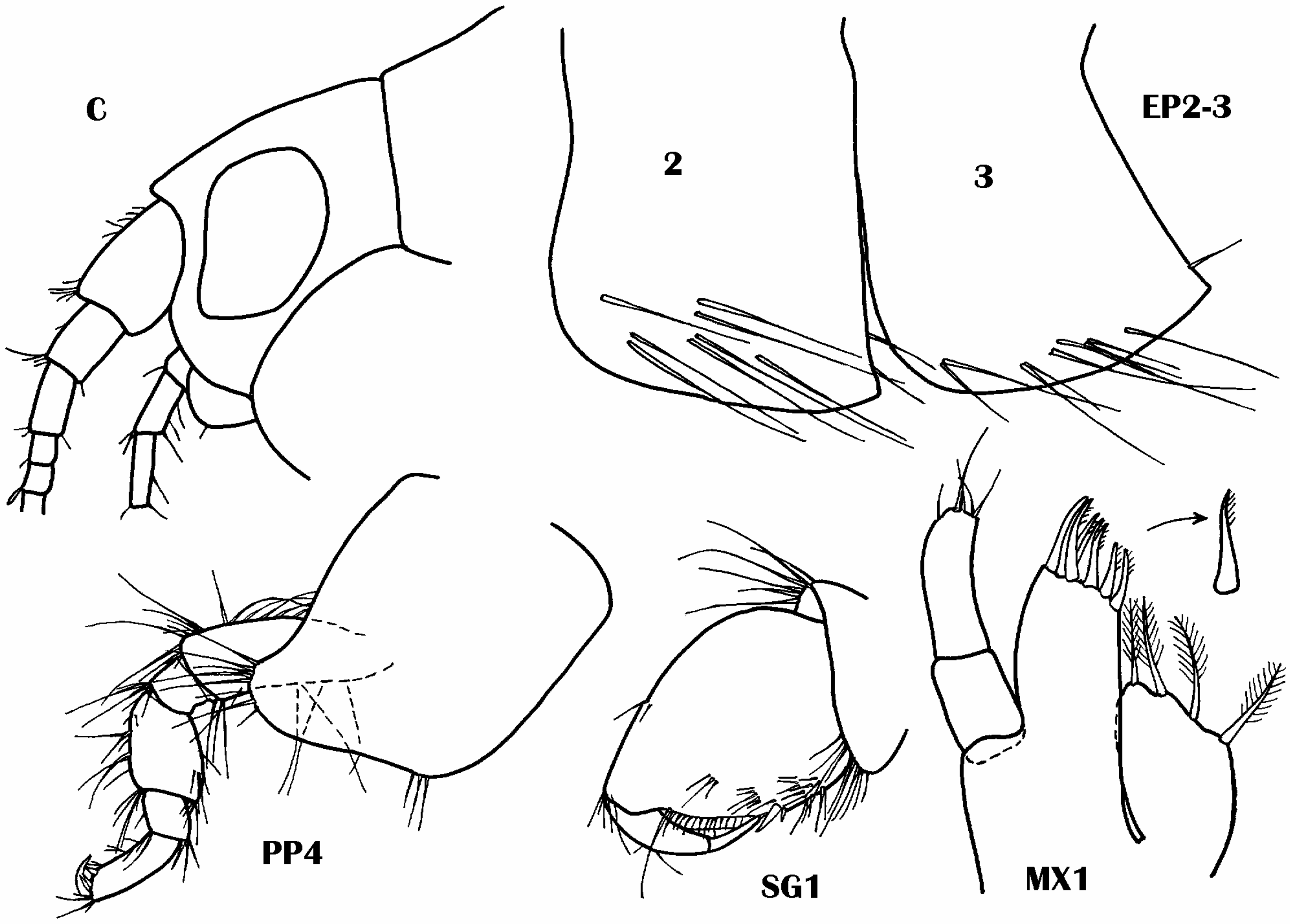


Рис. 45. *Pachyschesis crassus*, ♀

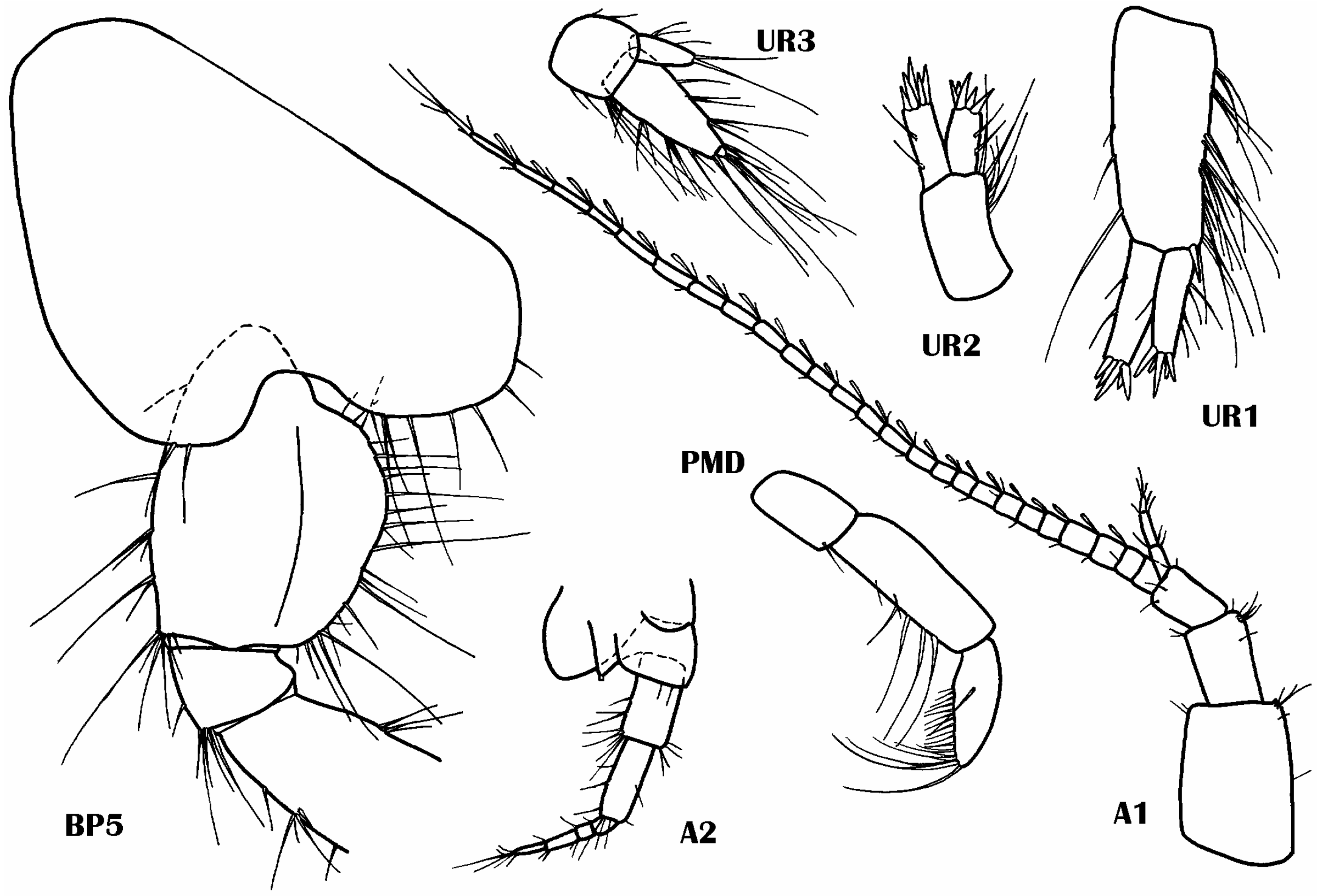


Рис. 46. *Pachyschesis crassus*, ♀

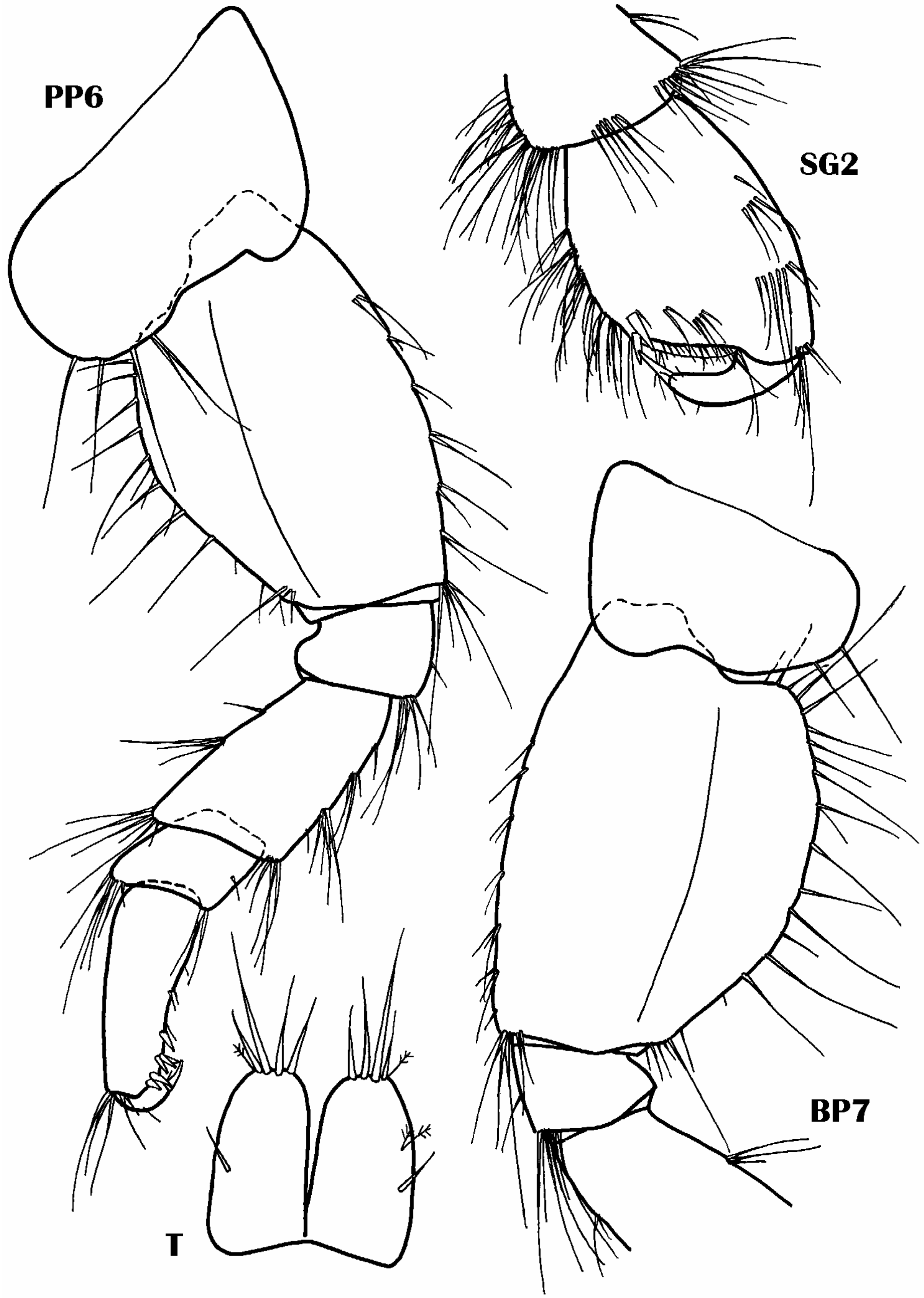


Рис. 47. *Pachyschesis crassus*, ♀

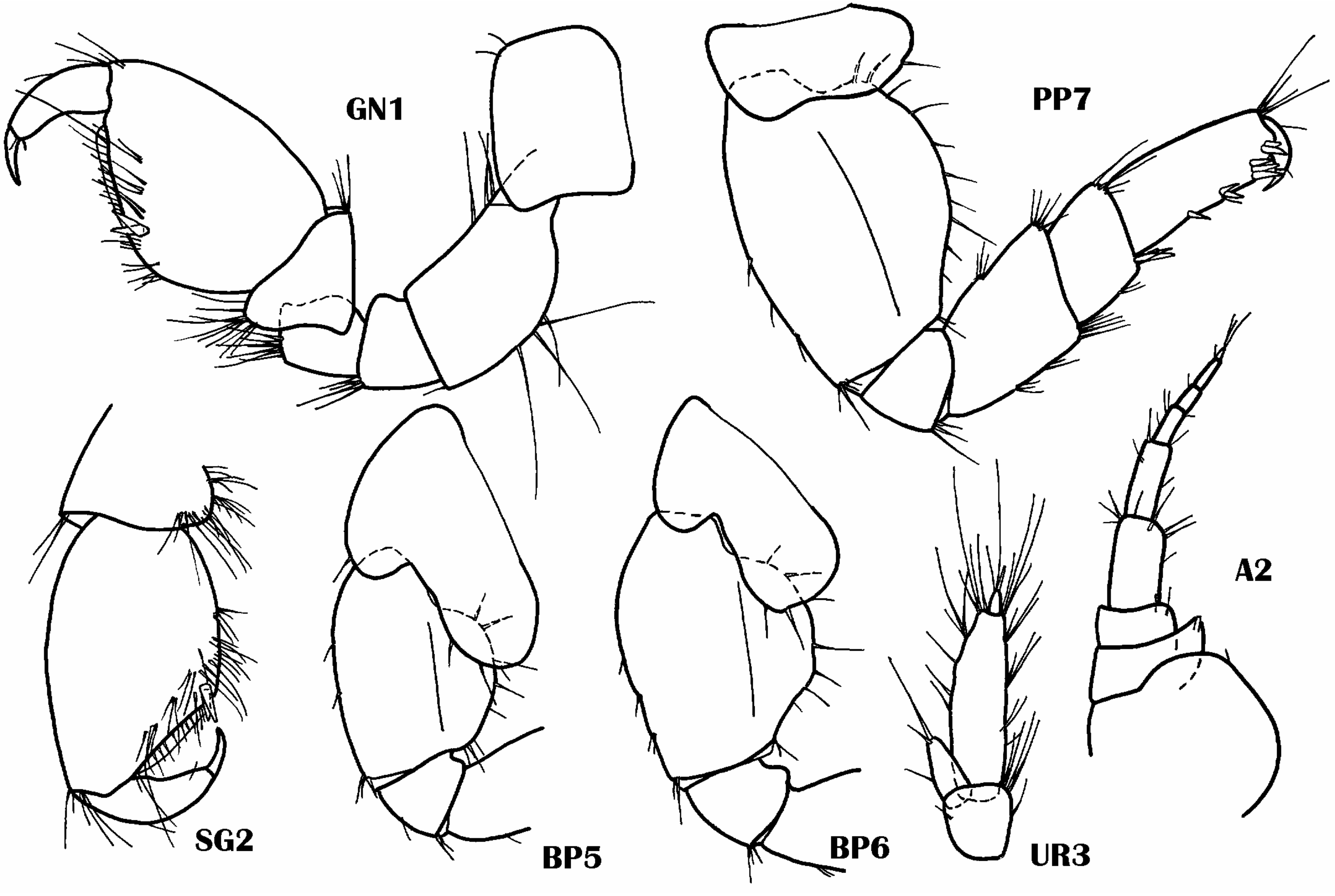


Рис. 48. *Pachyschesis crassus*, ♂

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое. Сегменты мезосомы с неясными краевыми вздутиями. Мезосома очень толстая, с выдающимся вниз объемным марсупиумом. Сегменты метасомы голые или с единичными, очень короткими щетинками по заднему краю. Сегменты уросомы короткие, щетинки на них несколько длиннее и многочисленнее. Голова дорсально умеренно выпуклая, покатая (иногда почти прямая), рострум короткий (около 1/2 диаметра базального членика антенны 1), невысокий; межантенналь-ные лопасти широкие, плавно округленные, выдаются вперед до одного уровня с кончиком рострума. Глаза довольно крупные (их высота превышает диаметр базального членика антенны 1), неправильно-округлые, с несколько выдающимся вперед нижне-передним углом; у живых особей глаза розовые, у фиксированных едва заметные или совсем обесцвеченные.

Антенны короткие, 1 пара в 3-4 раза короче тела и в 2,5 раза длиннее 2 пары, базальный членик довольно толстый, почти вдвое короче головы, 2 членик в 1,5 раза короче базального, 3 немного длиннее 2; в главном жгуте до 26 члеников, коротких в проксимальной части и более длинных в дистальной, снабженных эстетасками; придаточный жгутик трехчленистый. В антенне 2 антеннальный конус толстый и короткий, достигает дистального конца 3 членика стержня (также очень короткого), иногда почти полностью скрыт за внутренней стороной базального (вздутого) членика; 4 и 5 членики короткие, равной длины; в жгуте 4 членика.

Пальпус мандибулы с довольно коротким, ланцетовидным концевым члеником, щетка занимает более половины его длины, состоит из длинных щетинок; одна щетинка может иметься на боковой поверхности членика. В максилле 1 наружная пластинка с 7 неразветвленными иглами, несущими слабое одностороннее косое оперение; внутренняя с 4 перистыми щетинками. На внутренней пластинке максиллы 2 в косом ряду 3 перистых щетинки, сдвинутых к краю. В пальпусе максиллипед коготок развитый, немного короче последнего членика, широкий в основании, с тонким «наконечником».

Гнатоподы с короткими, широкими базиподитами и миндалевидными ладонями примерно равной величины в обеих парах (или 2 чуть крупнее); длина ладоней немного короче длины головы; имеется пара граничных шипов; нижний край во 2 паре с обильными щетинками.

Коксы 2-4 очень крупные, с равномерно закругленными углами и прямым или слегка вырезанным нижним краем; 1 пара меньшего размера, ее передний край прикрывает нижне-заднюю часть головы, задний край значительно длиннее переднего; в 4 паре нижне-задний угол образует плавно округленную, направленную назад лопасть, усаженную длинными щетинками. Кокса 5 с очень крупной и широкой передней лопастью.

Переоподы 4 значительно короче 3, их базиподиты большей частью скрыты под коксальной пластинкой; мероподиты в обеих парах недлинные, широкие, их нижне-передний угол нависает над коротким трапециевидным карподитом; проподиты цилиндрические, удлиненные, равны мероподитам или чуть короче них, слегка изогнутые, в нижней части с 2

группами граничных шипов; когти короткие, крепкие, сильно изогнутые. Базиподиты переоподов 5-7 с весьма многочисленными длинными щетинками по заднему краю, довольно широкие (особенно в 5 паре), дистально суживаются, не образуют свисающей вниз лопасти. Прочие членики и – когти – как в 3-4 парах; в нижней части проподитов 2-3 группы шипов.

Эпимеральные пластинки широкие, нижне-задний угол во 2 и 3 парах почти прямой; на боковой поверхности вдоль нижнего края или даже значительно выше него (во 2 паре) сидят очень длинные, но негустые щетинки, направленные назад и в сторону; задние края почти голые.

Уроподы 1 и 2 с короткими ветвями, из которых наружные немного короче внутренних; вооружение – из простых щетинок, по группе шипов сидит только на вершинах ветвей; стержни 1 пары с длинными и густыми щетинками по внешнему краю и почти голые по внутреннему, дистальный конец которого снабжен одиночной, но очень длинной щетинкой. Щетинки на ветвях малочисленны. Уроподы 3 недлинные, с густыми простыми щетинками; наружная ветвь в 2,3-2,5 раза длиннее внутренней, сужена дистально, с очень маленьким вторым члеником.

Тельсон рассечен до основания; ветви овальные, несут по группе не очень длинных апикальных щетинок и по 1-2 щетинки по наружному краю, а также пальмовидные чувствительные волоски.

Длина тела до 10,5 мм.

Самец (описывается впервые). Мезосома несколько расширенная, но не толстая. Антенны более длинные, 1 пара в 2,5 раза короче тела. Внутренняя пластинка максиллы 1 с 3 перистыми щетинками. Ладони гнатоподов крупнее, чем у самки, с меньшим количеством щетинок. Коксы короткие, но широкие, в 4 паре ширина превышает высоту. Передняя лопасть коксы 5 неширокая. Длина базиподита переопода 5 лишь немного превышает ширину; в 6 и 7 парах задний край, сужаясь в дистальной половине, образует слабо выраженную вырезку. На проподитах переоподов до 4 групп шипов. Эпимеральные пластинки с редкими недлинными щетинками. В уроподах 3 наружная ветвь в 2,8-3,2 раза длиннее внутренней, ее второй членик более заметный, чем у самки. Длина тела до 8,0 мм.

ЗАМЕЧАНИЯ. Описывая данный вид, В.К. Совинский (1915) указывает на находку 2 экз., однако в подстрочном примечании (с. 201) пишет: «Я не уверен в принадлежности этого вида к роду *Echinogammarus*, так как бывшая у меня в распоряжении единственная самка (с зародышами в выводковой камере) была вся израсходована при первом исследовании». В каталоге типовой коллекции Института зоологии АН Украины (Костюк, 1973) отмечено наличие 1 экз. *P. crassus* (синтип). В баночке с таким названием при просмотре в 1989 г. я обнаружил молодой экземпляр *Corophiomorphus* sp. вместо *P. crassus*. Если в последующем недоразумение не разрешится, и искомый экземпляр не будет обнаружен, возникнет необходимость выделения неотипа. Здесь же как *P. crassus* я описываю вид, лучше всего, на мой взгляд, подходящий под описание В.К. Совинского (форма тела, короткие антенны, строение уроподов и др.), хотя и имеющий от

него некоторые отличия.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Достоверные находки вида были сделаны только в марсупиумах *Paragarjajewia petersii* – по-видимому, самого распространенного и наиболее массового придонно-нектобентического бокоплава глубоководной зоны Байкала; хозяин является доминантной формой в траловых уловах, составляя обычно от 10 до 92% общего числа амфипод (Тахтеев, Механикова, 1996). Рачки-паразиты при подъеме улова на борт нередко покидают хозяина, но наибольшее количество их экземпляров отмечается в тех уловах, где преобладает *Paragarjajewia petersii*.

Половой диморфизм по размерам у *P. crassus* выражен, но не достигает стадии карликовости самцов. Длина яйценосных самок варьирует от 6,5 до 10,5 мм, самцов – от 3,7 до 8,0 мм, т.е. размерные диапазоны перекрываются. При длине тела 5,7-5,9 мм у самок заметны зачаточные оостегиты. Число яиц у самок длиной 8,6, 6,5 и 6,7 мм составило соответственно 93, 83 и 49, то есть варьирует почти в 2 раза (потери яиц исключены). Размер яиц – 0,5х0,7 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. *P. crassus*, по-видимому, один из самых многочисленных видов *Pachyschesis*. Встречен по всему Северному Байкалу, включая вход в Чивыркуйский залив; на гребне Академического хребта; на северном склоне дельты Селенги; в Южном Байкале – на профиле Утулик-Мангутай, против мыса Тонкий (Хара-Мурин); по В.К. Совинскому (1915), возле Култука и Шабартуя. Глубина 270-1240 м.

***Pachyschesis bumammus* Tachteew, sp. n.**

Рис. 49-52

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело компактное, гладкое, очень толстое в передней части. Сегменты мета- и уросомы с малочисленными короткими щетинками по заднему краю. Голова небольшая, с почти прямой или слегка вогнутой дорсальной поверхностью, с коротким, тупым, треугольным рострумом и широкими, плавно округленными межантеннальными лопастями, заходящими вперед далее кончика рострума. Глаза примерно равны диаметру базального членика антенны 1, неправильно-округлые, с расставленными друг от друга фасетками; у живых особей красные, у фиксированных слабопигментированные.

Антенны очень короткие, 1 пара в 4 и более раза короче тела и примерно вдвое длиннее 2 пары. Членики стержней короткие, в антенне 1 базальный членик простирается лишь до переднего края межантеннальной лопасти или чуть далее, 2 членик примерно вдвое короче базального, выглядит почти квадратным; 3 членик почти равной длины со 2, но заметно тоньше него; в главном жгуте до 11 члеников, в придаточном – 2. В антенне 2 базальный членик сильно вздутый; антеннальный конус хорошо развит, простирается далее середины 4 членика или даже до его конца; 4 и 5 членики равной длины, с единичными длинными щетинками; жгут трехчленистый.

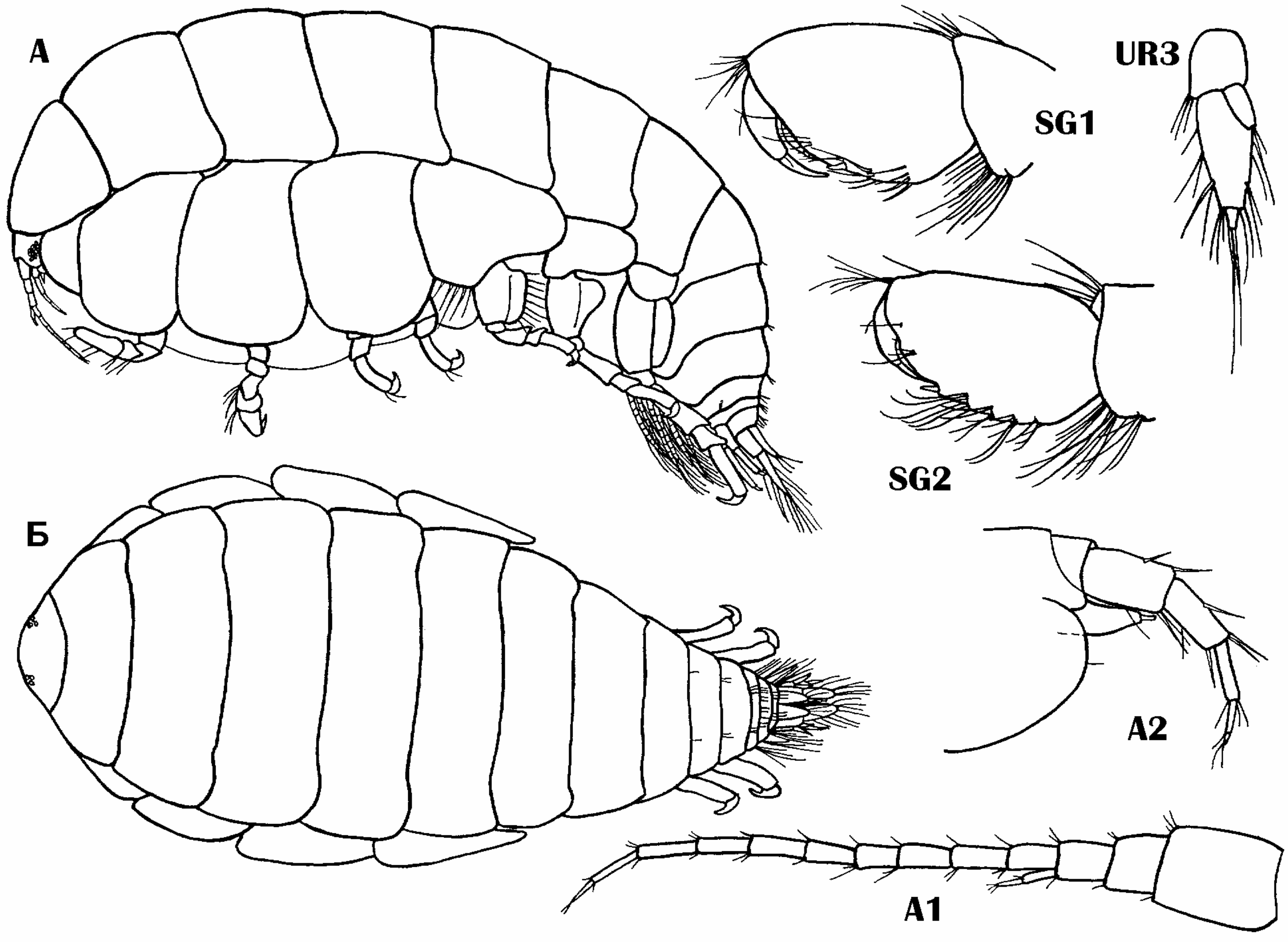


Рис. 49. *Pachyschesis bumammus* sp. n., ♀; А – общий вид латерально; Б – то же, дорсально

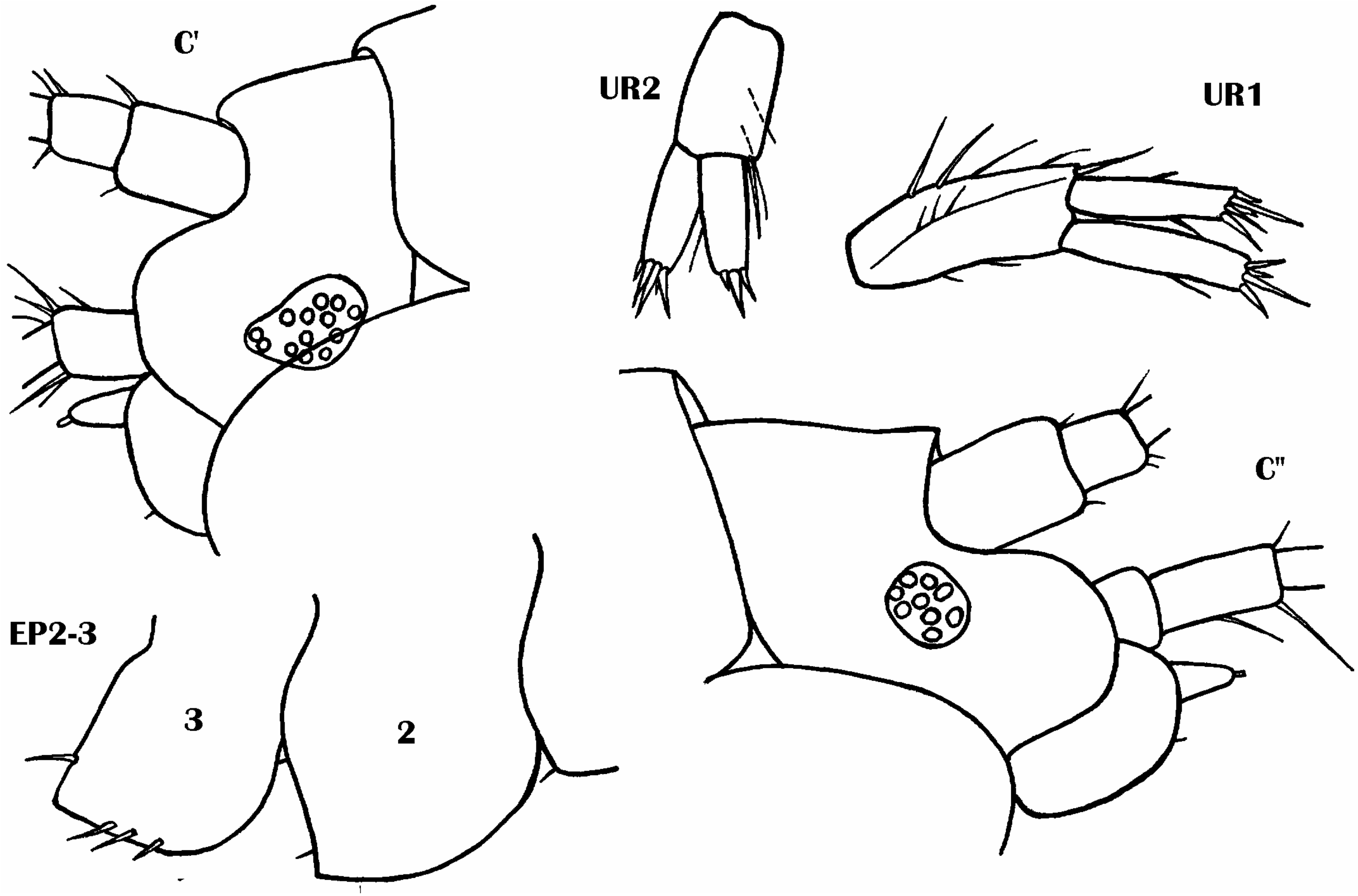


Рис. 50. *Pachyschesis bumammus* sp. n., ♀; C’, C’’ – варианты устройства головы

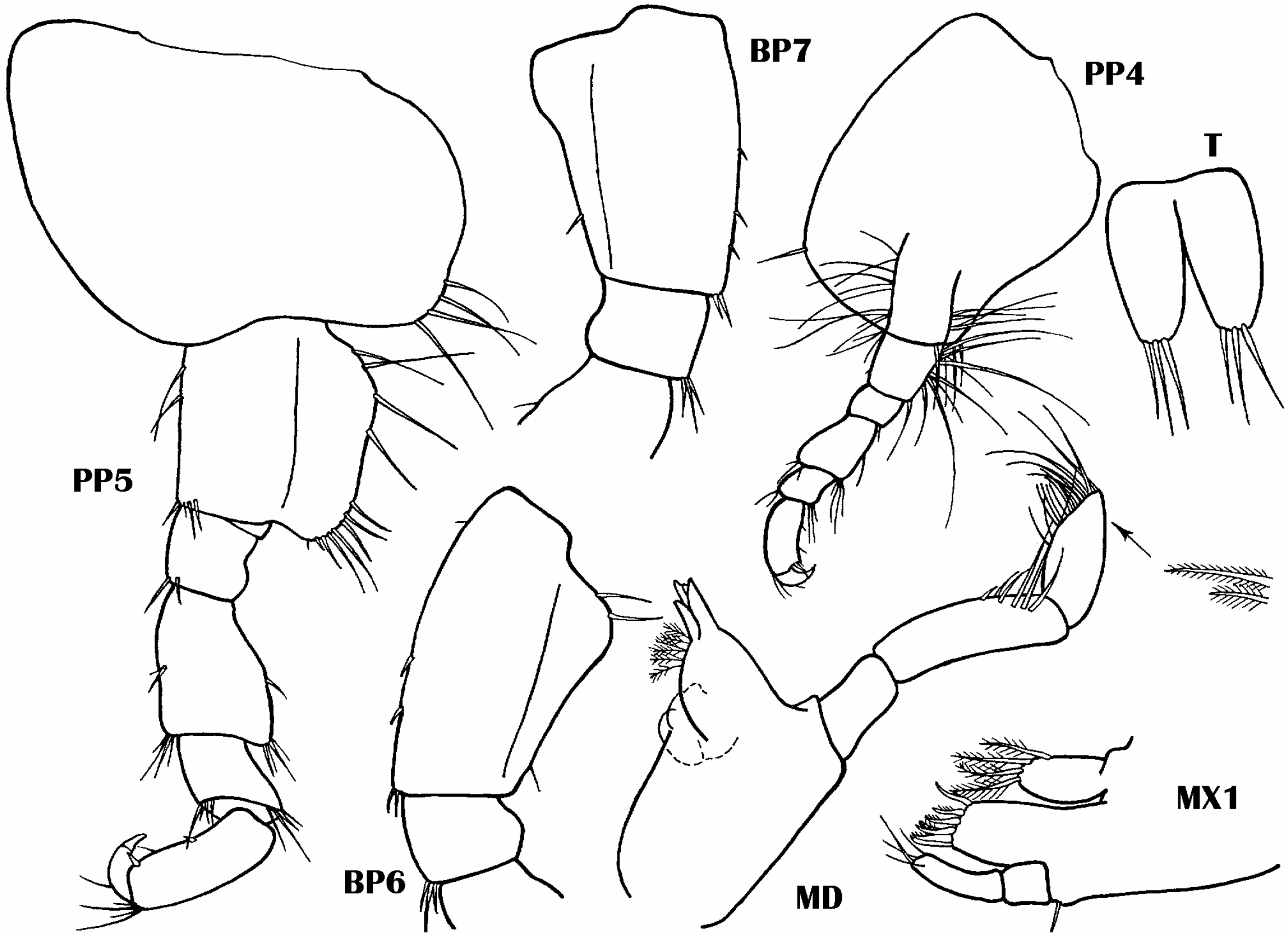


Рис. 51. *Pachyschesis bumammus* sp. n., ♀

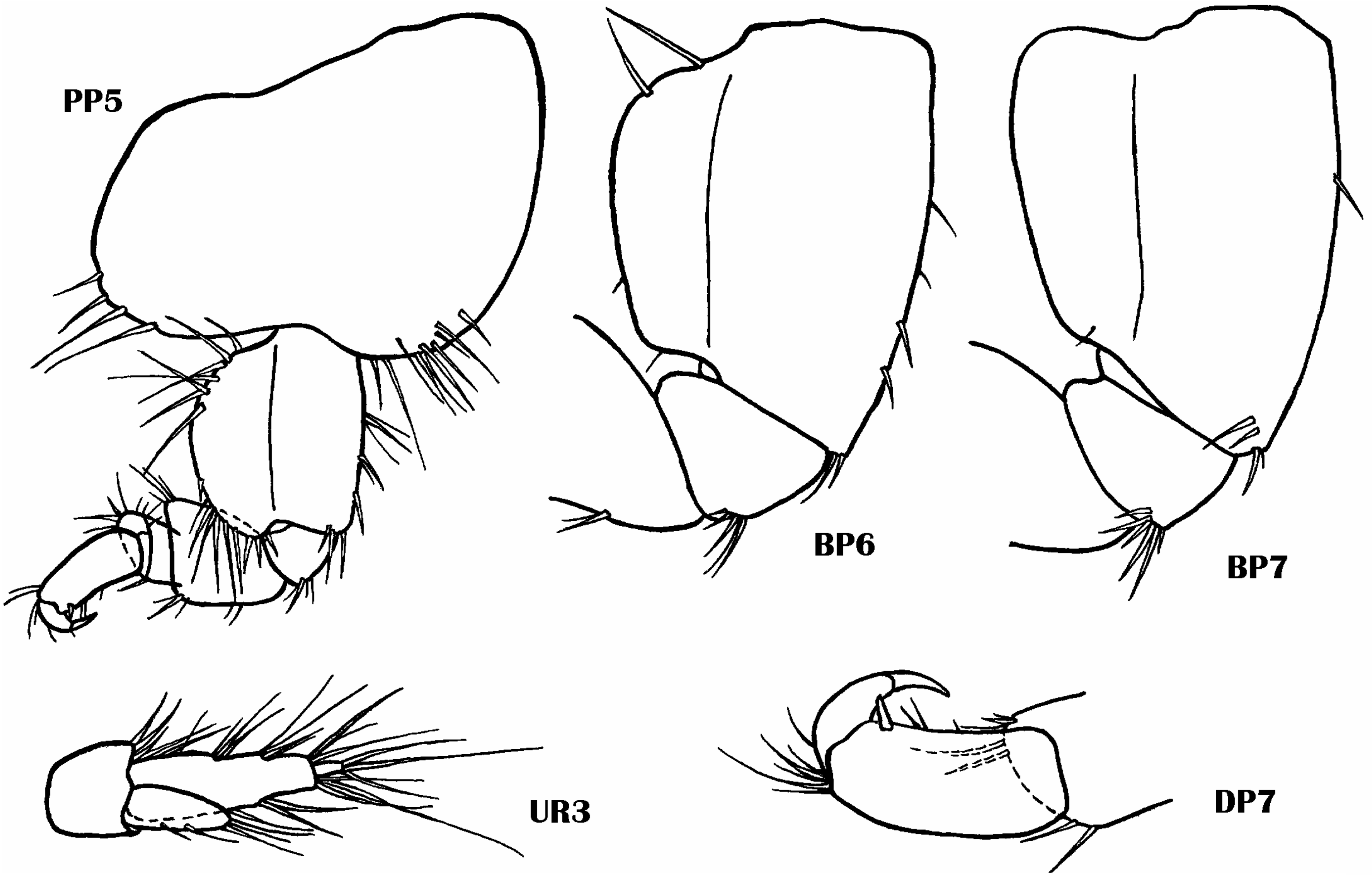


Рис. 52. *Pachyschesis bumammus* sp. n., ♀; вариант устройства базиподитов переоподов

Ротовые органы слабые. Пальпус мандибулы с коротким ланцетовидным концевым члеником, без щетинок на боковых сторонах; щетка короткая, состоит из довольно длинных щетинок. По крайней мере часть апикальных щетинок концевого членика и дистальные щетинки щетки – тонкоперистые. Максилла 1 с тонким пальпусом, наружная пластинка с 7 искривленными на конце зубцами, несущими слабое боковое оперение; внутренняя пластинка с 4 перистыми щетинками.

Коксальные пластинки 1-5 очень крупные, с плавно округленными углами; в пластинке 1 пары задний край длиннее переднего; сама пластинка выдается вперед и прикрывает нижнюю часть головы, иногда на уровне глаза. Пластинки 6 и 7 пар уменьшаются в размерах, но все равно смотрятся крупными в сравнении с соответствующими базиподитами.

Гнатоподы сравнительно слабые, с миндалевидными ладонями в обеих парах; ладони короче головы, их пальмарный край несет 1 слабый граничный шип.

Переоподы очень короткие, 3 и 4 пары едва выступают из-под прикрывающих их коксальных пластинок; мероподиты во всех парах дистально расширенные, карподиты короткие, проподиты изогнутые, дистально не суженные, подклешневидные; когти короткие, крепкие, крючковидно изогнутые. Базиподиты 5 пары широкие, нижне-задний угол образует плавно округленную лопасть; базиподиты 6 и 7 пар дистально суживаются, не образуют лопасти, их ширина варьирует.

Эпимеральные пластинки небольшие, с очень небольшим количеством коротких щетинок; нижне-задние углы 2 и 3 пар почти прямые.

Уроподы 1 и 2 короткие, вооружены группами шипов на вершинах ветвей и немногочисленными простыми щетинками на стержнях и по сторонам ветвей; наружные ветви чуть-чуть короче внутренних. В уроподах 3 наружная ветвь двучленистая, в 2-3 раза длиннее внутренней, обе с пучками простых щетинок, из которых апикальные на конце наружной ветви достигают длины последней.

Тельсон рассечен до основания, ветви только с тремя апикальными щетинками каждая.

Длина тела до 7,5 мм.

Самец неизвестен.

ЗАМЕЧАНИЯ. Этот вид, пожалуй, из всех пахисхезисов несет наиболее сильный отпечаток паразитического образа жизни, выразившийся в особенно заметном утолщении передней части тела, отчего рачок принимает облик, свойственный многим морским паразитическим изоподам; в сильном укорочении антенн и переоподов; в сильном разрастании марсупиума и коксальных пластинок. Неполовозрелая самка имеет более прогонистое тело.

Экземпляры из северной и южной частей Байкала несколько различаются, прежде всего по ширине базиподитов переоподов 6 и 7 (см. рис. 51, 52), также по соотношению длин ветвей уроподов 3 (рис. 49, 52) и другим, менее существенным особенностям.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Рачки встречены в жаберной полости *Parapallasea lagowskii*, в том числе у самца. Для неполовозрелой самки отмечена слабо-фиолетовая прижизненная окраска. У самки длиной 7,5 мм в марсупиуме было 26 яиц размером 0,3x0,5 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южный Байкал напротив р. Голоустной и Северный Байкал в районе створа Чивыркуйского залива; глубина 192-830 м. В других районах вид пока не встречен, несмотря на широкое распространение его хозяина в глубоководной зоне Байкала. Не исключено, что имеет место межвидовой антагонизм с *P. bergi*, также обитающим на *Parapallasea lagowskii*.

ЭТИМОЛОГИЯ: bumammus – лат. «большегрудый». Название отражает сильно вздутые грудной отдел и марсупиум рачка.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 7,5 мм – 17.08.1925, у р. Голоустной, глуб. 192 м (Г.Ю. Верещагин). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 2 экз. (♀♀) – 25.09.1991, створ Чивыркуйского залива, глуб. 830 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.Г. Сиделёва); 1 экз. (♀) – 7.10.1991, напротив входа в Чивыркуйский залив, глуб. 825 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев).

***Pachyschesis sideljowae* Tachteew, sp. n.**

Рис. 53-57

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, значительно расширенное в средней части. Сегменты мезо- и метасомы с неясными краевыми вздутиями. Последние 4-6 сегментов тела с малочисленными короткими щетинками.

Голова сверху выпуклая, покатая в передней части; рострум короткий, невысокий, шлемовидный; межантеннальные лопасти широкие, плавно округленные, простираются до одного уровня с кончиком рострума. Глаза правильно- или неправильно-округлые, темно-красные у живых рачков, коричневые или черноватые у фиксированных; их диаметр равен диаметру базального членика стержня антенны 1, либо меньше его (иногда вдвое) или немного крупнее. Антенны 1 равны 1/3 длины тела и примерно вдвое длиннее антенн 2, стержни тех и других почти равной длины. В стержне антенны 1 базальный членик короче головы, 2-й немного короче базального, 3-й короче 2-го; членики последовательно уменьшаются в диаметре; в главном жгуте до 19 члеников; придаточный жгутик двучленистый, причем его второй членик очень короткий. В антенне 2 антеннальный конус либо равен длине 3 членика стержня, либо длиннее его, иногда достигает середины 4 членика; последний почти равной длины с 5 члеником; жгут трех-, чаще четырехчленистый.

Мандибулы слабые; в пальпусе концевой членик ланцетовидный, щетка из длинных щетинок. Максиллы также слабые, в 1 паре наружная пластинка с иглами, несущими лишь очень мелкие зубчики, на внутренней пластинке до 6 перистых щетинок; во 2 паре косой ряд на внутренней пластинке включает 3-4 щетинки. В максиллипедах коготок короче последнего членика пальпуса, наружная пластинка достигает середины его среднего

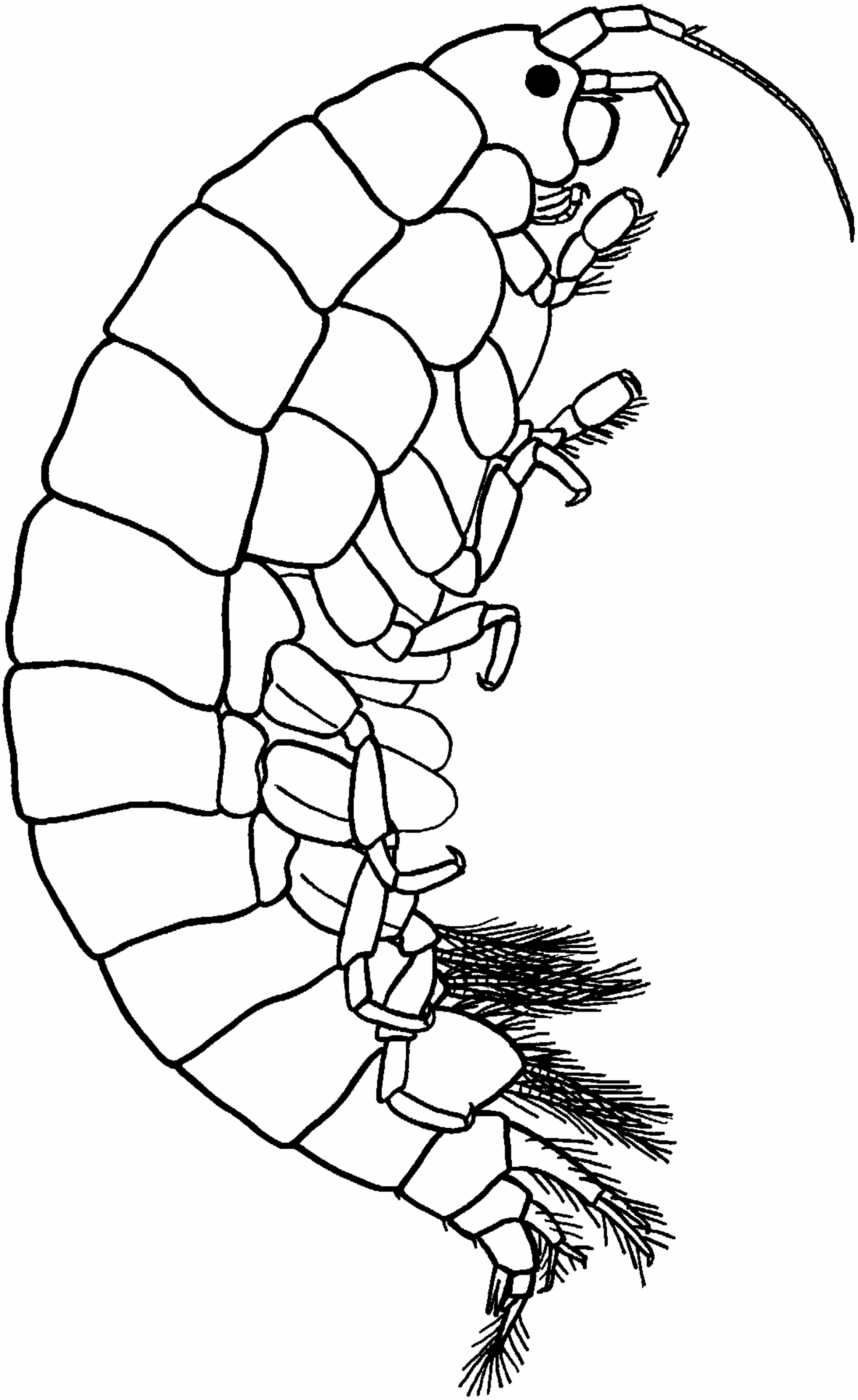


Рис. 53. *Pachyschesis sideljowae* sp. n, ♀, экземпляр длиной 12,3 мм

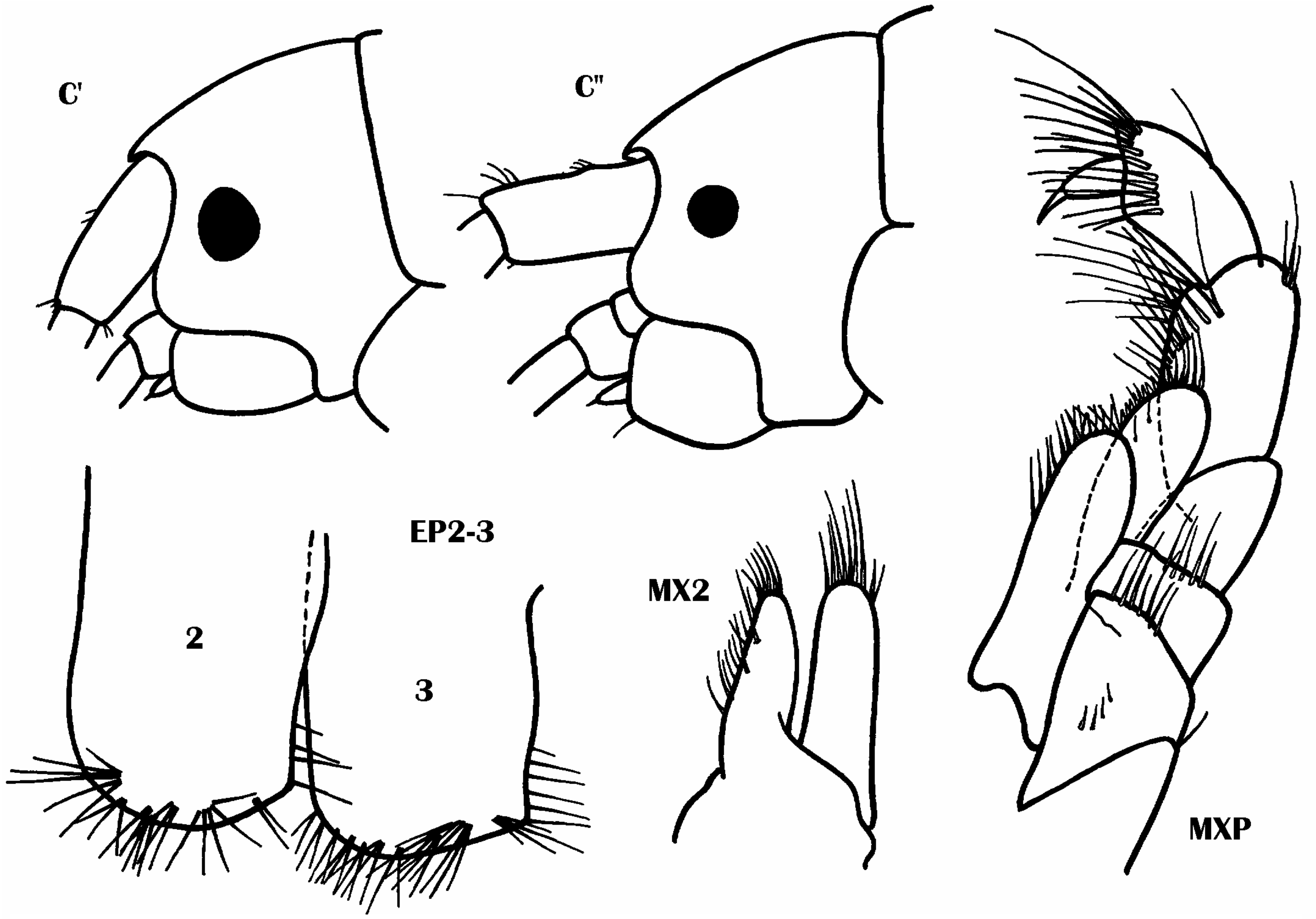


Рис. 54. *Pachyschesis sideljowae* sp. n, ♀; C’, C’’ – варианты устройства головы

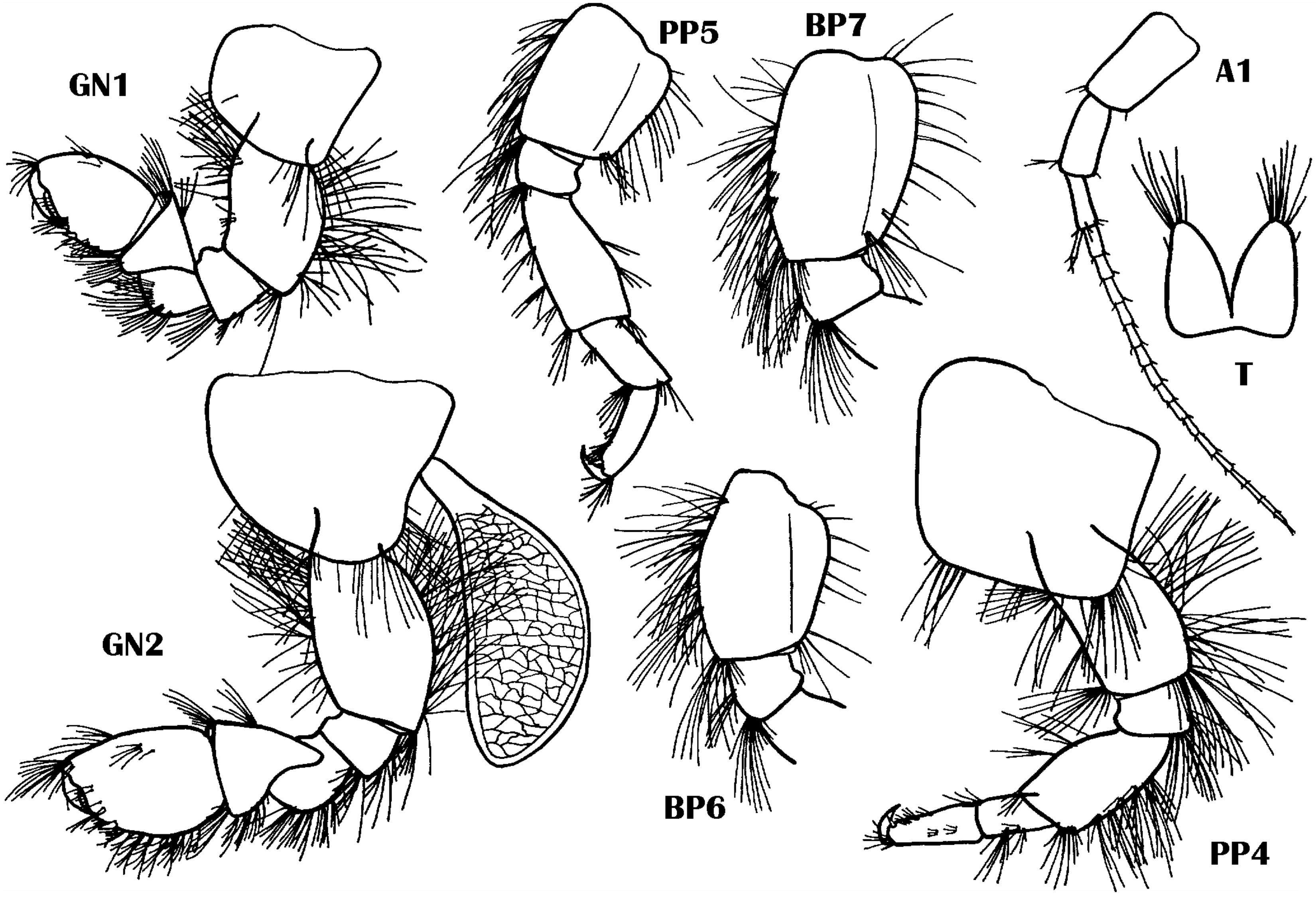


Рис. 55. *Pachyschesis sideljowae* sp. n, ♀, голотип

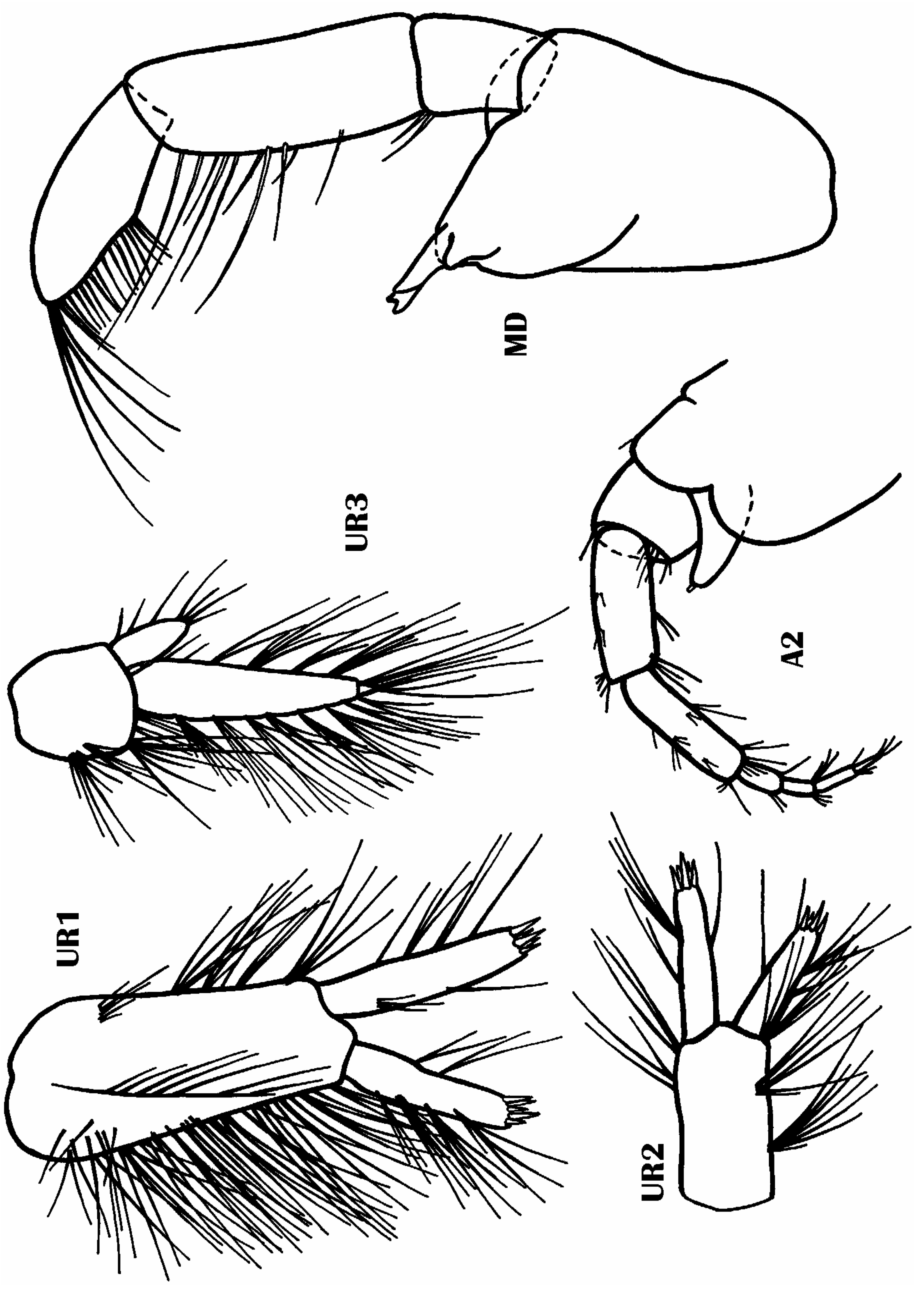


Рис. 56. *Pachyschesis sideljowae* sp. n, ♀, голотип

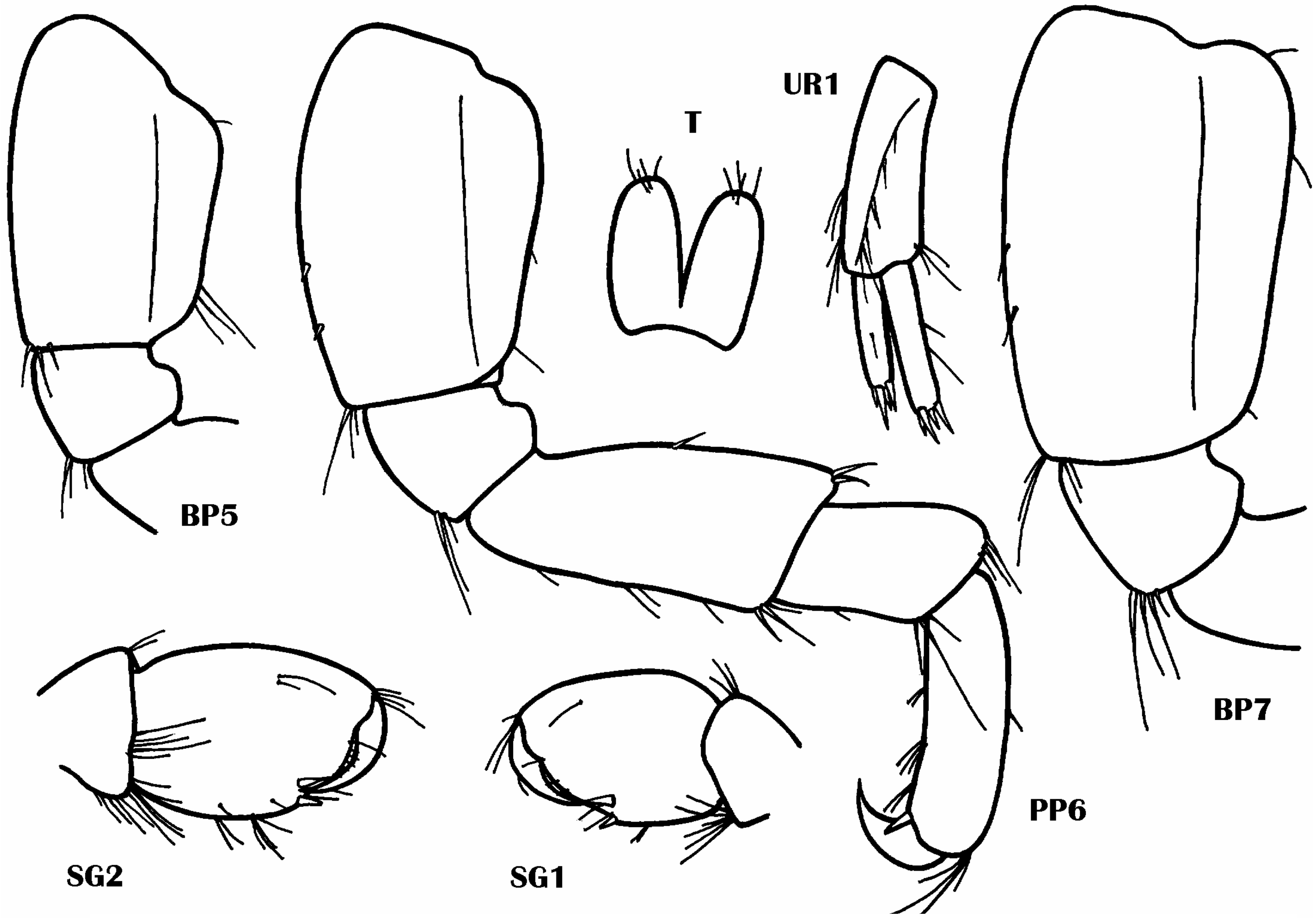


Рис. 57. *Pachyschesis sideljowae* sp. n, ♂, паратип, длина тела 6,7 мм

членика, по внутреннему краю несет ряд мелких зубчиков; внутренняя пластинка достает до середины наружной, несет щетинки и 1 зубец на границе верхнего и внутреннего краев.

Гнатоподы и переоподы покрыты густыми щетинками. Жабры длинные и довольно узкие. Оостегиты очень широкие на 2 и 3 сегментах, узкие на 4 и 5. Гнатоподы 2 значительно длиннее 1, базиподиты обеих пар широкие, с сильно выпуклым задним краем; ладони примерно одинаковой формы, близкой к овальной, когти короткие. Длина ладоней меньше длины головы, 2 пара немного крупнее 1. Коксальные пластинки в 1 паре маленькие, со срезанным нижне-передним углом, во 2 – такой же формы, но значительно крупнее; в 3 и 4 почти прямоугольные, широкие; в 5 паре передняя часть пластинки обширная, задняя маленькая; все 5 пар несут многочисленные щетинки по краю; коксы 6 и 7 пар развиты слабо.

Переоподы 3 крупнее, чем 4, их базиподиты – как в гнатоподах; мероподиты умеренно расширенные, карподиты относительно удлиненные (длина равна двойной ширине); проподиты подклешневидные, изогнутые, тонкие для данного рода, слабо суженные к концам; когти крепкие, короткие, изогнутые, равномерно сужающиеся к концу. Базиподиты переоподов задней группы заметно увеличиваются от 5 к 7 паре, с нешироким крыловидным краем, суженным книзу. Прочие членики устроены как в 3-4 парах.

Эпимеральные пластинки 2 пары с притупленными нижне-задними углами; в 3 паре углы четко выражены, почти прямые; вдоль их нижнего края сидят пучки длинных густых щетинок, торчащих в стороны. Щетинки могут иметься и на боковой стороне пластинок.

В уроподах 1 и 2 стержни широкие, уплощенные, по краям несут длинные и густые щетинки; ветви довольно тонкие, наружная немного короче внутренней, с менее многочисленными щетинками и короткими апикальными шипами. В уроподах 3 наружная ветвь длинная, в 3-5 раз длиннее внутренней, с коротким вторым члеником и с пучками длинных густых щетинок. Все щетинки в уроподах только простые.

Тельсон рассечен до основания, щетинки собраны на концах ветвей.

Длина тела до 17,6 мм.

Самец, помимо значительно меньших средних размеров, характеризуется менее расширенным телом, слабым развитием щетинкового покрова на придатках, несколько большей относительной длиной антенн (более 1/3 длины тела), более массивными ладонями гнатоподов, во 2 паре почти достигающими длины головы, и немного более удлиненными базиподитами переоподов 5-7. Нижне-задние углы 2 и 3 эпимеральных пластинок прямые или даже приостренные.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. От обитающего на том же хозяине *P. bazikalovae* этот вид отличается строением головы (шлемовидный рострум, темные и сравнительно крупные глаза), а также ровной спинной поверхностью тела (сегменты не выпуклы).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ. У этого вида наблюдается заметная вариабель-

ность по длине антеннального конуса, степени выпуклости и покатости дорсальной поверхности головы, форме глаза (см. описание).

БИОЛОГИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ. Этот вид обитает на *Garjajewia cabanisii*, так же как и *Pachyschesis bazikalovae* (см. далее), но в отличие от него локализуется всегда только в марсупиумах самок; кроме того, эти два вида никогда не встречаются совместно на одном экземпляре хозяина.

Хозяин этого вида *G. cabanisii* – один из наиболее крупных нектобентических бокоплавов, обитающий на глубинах от 20 до 1250 м (Бекман, 1984; Bekman *et al.*, 1998). Встречается по всему Байкалу, за исключением некоторых станций на глубине свыше 500 м, где его, как правило, начинает численно превосходить другой, более глубоководный вид *G. sarsi*. Выше отметки 500 м это один из самых массовых видов в уловах большим бимтралом и ихтиотралом; особенно многочисленна *G. cabanisii* в Селенгинском районе, у Бугульдейки и на склоне Посольской банки, где на глубинах от 100 до 460 м входит (наряду с *Acanthogammarus grewingkii*) в число доминирующих форм, достигая 16-50% численности улова и около 25% его веса (Тахтеев, Механикова, 1993, 1996). Размножается *G. cabanisii*, скорее всего, круглый год, поскольку самки с яйцами нам попадались в летних, осенних, зимних (декабрь) и весенних (май) сборах. Средняя плодовитость, по нашим данным, составляет от 153 до 278 яиц при длине тела от 45 до 64 мм, максимальная – 318 яиц – отмечена для самки длиной 60 мм (Тахтеев, Механикова, 1993).

P. sideljowae найдены как в пустых марсупиумах хозяев, так и в несущих яйца и молодь. Обитают поодиночке, либо в паре самец с самкой. Плотность популяции паразита колеблется от 13 до 33% (табл. 2).

Таблица 2

Зараженность *Garjajewia cabanisii* паразитом *Pachyschesis sideljowae* в различных районах Байкала

Район	Дата траления	Глубина, м	Число экз. паразита (*a*)	Число экз. хозяина (*b*)	Плотность популяции паразита N, %
Утулик - Шарыжалгай	6.07.1983	130-250	2	6	33
Напротив Слюдянки	6.08.1989	100	2	16	13
Зама – Хобой	4.09.1993	250	11	52	21
Баргузинский залив	5.09.1993	670	2	15	13
Напротив Томпы	8.10.1991	810-775	1	4	25

Окраска живых самцов белая или оранжеватая, самок также оранжеватая (за счет жировых включений), однако яйца и яичники светло- или темно-фиолетовые.

В отличие от большинства пахисхезисов, половой диморфизм по размерам тела выражен относительно слабо. Эту черту (наряду с некоторыми другими – темно пигментированными глазами, удлиненными проподитами переоподов и т.д.) можно охарактеризовать как примитивную. Длина тела самок от 6,5 мм (1 стадия, согласно А.Я. Базикаловой (1941), с

зачаточными оостегитами) до 17,6 мм; самок 2 стадии (развитые оостегиты без щетинок) – 9,9 мм; самок с мохнатыми оостегитами (3-5 стадии) – от 11,4 мм и крупнее; средняя длина последних 14,5±0,6 мм (n=11). Длина тела самцов от 6,7 до 11,4 мм, их средняя длина 8,1±0,5 мм (n=9). Таким образом, половой диморфизм у этого вида хотя и резкий, но не достигает стадии карликовости самцов, так как их максимальный размер одинаков с минимальной длиной яйценосных самок.

Этот вид характеризуется и значительной для рассматриваемого рода плодовитостью – от 164 до 212 яиц при среднем значении 188±10 (n=5). При этом яйца достаточно мелкие относительно размеров тела – от 0,4х0,3 до 0,7х0,5 мм. Для данного рода это также можно считать примитивной особенностью. Дело в том, что его развитие шло в направлении запасания возможно большего количества питательных веществ, необходимых для развития молоди и последующего поиска хозяина, способного накормить молодых рачков. Поэтому размер яиц укрупнялся, а общее число их увеличивалось за счет непрерывного продуцирования кладок.

Расчетное число пометов у одной самки *P. sideljowae* – 5.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид встречен на *Garjajewia cabanisii* в северной части Малого моря (Зама – Хобой); у входа в Чивыркуйский залив; напротив Томпы в Северном Байкале; в Баргузинском заливе; в Южном Байкале у Слюдянки и Утулика. Глубина 100-810 м. *P. sideljowae*, как правило, встречается в районах, где отсутствует *P. bazikalovae*, хотя имеются случаи перекрывания ареалов (Малое море). В местах с большой плотностью *P. bazikalovae* (например, в Селенгинском районе) *P. sideljowae* отсутствует.

ЭТИМОЛОГИЯ. Вид назван в честь специалиста по байкальским подкаменщиковым рыбам, доктора биологических наук Валентины Григорьевны Сиделёвой.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 17,0 мм: 4.09.1993, профиль Зама – Хобой, глуб. 250 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 10 экз. – из того же сбора; 2 экз. – 6.08.1989, напротив Слюдянки, глуб. 100 м, бимтрал 1 м, НИС «Обручев» (В.В. Тахтеев); 2 экз. – 16.06.1983, у входа в Чивыркуйский залив, глуб. 700 м, трал (О.А. Тимошкин); 2 экз. – 5.09.1993, Баргузинский залив, центральная часть, глуб. 670 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 2 экз. – 6.07.1983, профиль Утулик – Шарыжалгай, глуб. 130-250 м, трал (О.А. Тимошкин); 1 экз. – 15.06.1983, профиль Зама – Хобой, глуб. 300 м, трал (О.А. Тимошкин); 1 экз. – 8.10.1991, Северный Байкал напротив Томпы, глуб. 810-775 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев).

***Pachyschesis* sp.**

В коллекционных материалах А.Я. Базикаловой обнаружены 6 экз. данного вида, который, возможно, также является новым для науки. Однако я пока воздерживаюсь от его описания в качестве species novum; две пробирки из трех имеют лишь указание на хозяина – *Carinogammarus wagii* (Dyb., 1874), нет данных ни о месте, ни о глубине сбора; кроме того, часть

экземпляров деформирована, и, наконец, эти рачки по большинству своих морфологических черт близки к *P. sideljowae*, отличаясь от него прежде всего значительно меньшими размерами половозрелых особей обоих полов и обитанием на другом виде хозяина.

В наших сборах этой формы пока нет, и вопрос об ее статусе приходится отложить до получения более представительного материала. Возможно, она окажется не самостоятельным видом, а лишь подвидом или разновидностью *P. sideljowae*.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, в передней части утолщенное. Сегменты мета- и уросомы с редкими короткими щетинками по заднему краю. Голова сверху умеренно и равномерно выпуклая. Рострум шлемовидный, короткий (по длине не превышает ½ диаметра базального членика антенны 1); межантеннальные лопасти широкие и недлинные. Глаза темные, правильно-округлые, в сечении равны диаметру базального членика антенны 1 или несколько меньше него.

Антенны 1 равны 1/3-1/4 длины тела, вдвое короче антенн 2, их базальный членик немного короче головы, 2 членик на ¼ короче базального, 3 на треть короче 2-го. Придаточный жгутик двучленистый, с коротким вторым члеником. Антеннальный конус тупой, короткий, равен длине 3 членика стержня антенны 2 или лишь слегка длиннее; 4 и 5 членики равной длины, жгут из 3 члеников.

Коксы 1-4 с прямым или слабо выпуклым нижним краем и плавно округленным нижне-передним углом; их длина примерно равна ширине, марсупиум выступает ниже их нижнего края, прикрываемый широкими базиподитами гнатоподов и переоподов 3 пары.

Ладони гнатоподов 1 удлиненно-миндалевидные, на треть короче головы. Ладони гнатоподов 2 овальные, их длина вдвое больше ширины и равна длине головы.

В переоподах мероподиты умеренно расширенные, с параллельными краями в дистальной половине; проподиты удлиненные, цилиндрические, слабо изогнутые, лишь немного короче мероподитов, в дистальной части – подклешневидные (с граничными шипами). Базиподиты 5-7 пар слабо суженные книзу; 6 и 7 пара базиподитов удлиненные, их задние края – с редкими длинными щетинками.

Эпимеральные пластинки с прямыми, хорошо выраженными нижнезадними углами; щетинки сидят вдоль нижнего края и на боковой стороне пластинок, направлены назад.

В уроподах 1 и 2 ветви не укорочены, достигают середины уроподов 3; щетинки – редкие на ветвях и густые на наружном крае стержня уроподов 1. В уроподах 3 наружная ветвь длинная, в 3-5 раз длиннее внутренней, дистально равномерно суживается, с тонким коническим вторым члеником; обе ветви с простыми щетинками, из которых апикальные – наиболее длинные.

Тельсон рассечен до основания, ветви несут по группе недлинных апикальных щетинок и по 1 короткой щетинке на наружном крае.

Длина тела яйценосных особей 7,0-9,5 мм; неполовозрелая самка с зачаточными оостегитами имела длину 5,0 мм.

Самец со стройным телом и небольшими (в сравнении с самкой) коксальными пластинками. Антенны 1 немного короче половины длины тела. В уроподах 3 наружная ветвь примерно в 6 раз длиннее внутренней. Длина тела 3,8-6,2 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Обитает в марсупиумах самок *Carinogammarus wagii*; точно известно лишь одно местонахождение – у села Лиственичное, глуб. 200-300 м.

***Pachyschesis pinguiculus* Tachteew, sp. n.**

Рис. 58-61

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, в передней части толстое. Сегменты метасомы с немногочисленными короткими щетинками по заднему краю. Дорсальная поверхность головы покатая, почти прямая в передней части, сильно выпуклая в задней. Межантеннальные лопасти широкие, плавно округленные. Рострум недлинный, шлемовидный, выдается вперед далее межантеннальных лопастей. Глаза маленькие, округлые, темные, у живых особей – красные.

Антенны короткие, 1 пара в 4-5 раз короче тела, 2 пара несколько менее чем вдвое короче 1. Базальный членик стержня антенны 1 короче головы, 2-й немного короче 1-го, 3-й на треть короче 2-го. В главном жгуте до 11 члеников, в придаточном – 2 (второй членик короткий). В антенне 2 антеннальный конус толстый, достигает 1/3-1/2 длины 4 членика стержня, 5 членик немного короче 4; в жгуте 3 членика, при сильном увеличении часто заметен рудиментарный четвертый.

Ротовые части слабые. Мандибулы со слабым зубным отростком и режущим краем; щупик с ланцетовидным концевым члеником, несущим короткую щетку и единственную щетинку на боковой поверхности; средний членик несет только две длинных щетинки в дистальной части и несколько коротких. В максиллах 1 щупик с тонким концевым члеником, несущим лишь апикальные щетинки; наружная пластинка с 6 неразветвленными иглами; внутренняя пластинка узкая, с 3 перистыми щетинками. В максиллах 2 наружная пластинка суженная, с довольно длинными апикальными щетинками, внутренняя несет всего 3 перистых щетинки в косом ряду, который сдвинут практически на самый внутренний край. В максиллипедах коготок значительно короче последнего членика щупика, наружная пластинка не достигает середины его среднего членика, внутренняя с 3 зубчиками на вершине.

Гнатоподы с широкими базиподитами, несущими длинные щетинки (особенно по заднему краю) и некрупными миндалевидными ладонями, почти равными в 1 и 2 парах; ладони с единственным граничным шипом и весьма немногочисленными щетинками; когти короткие.

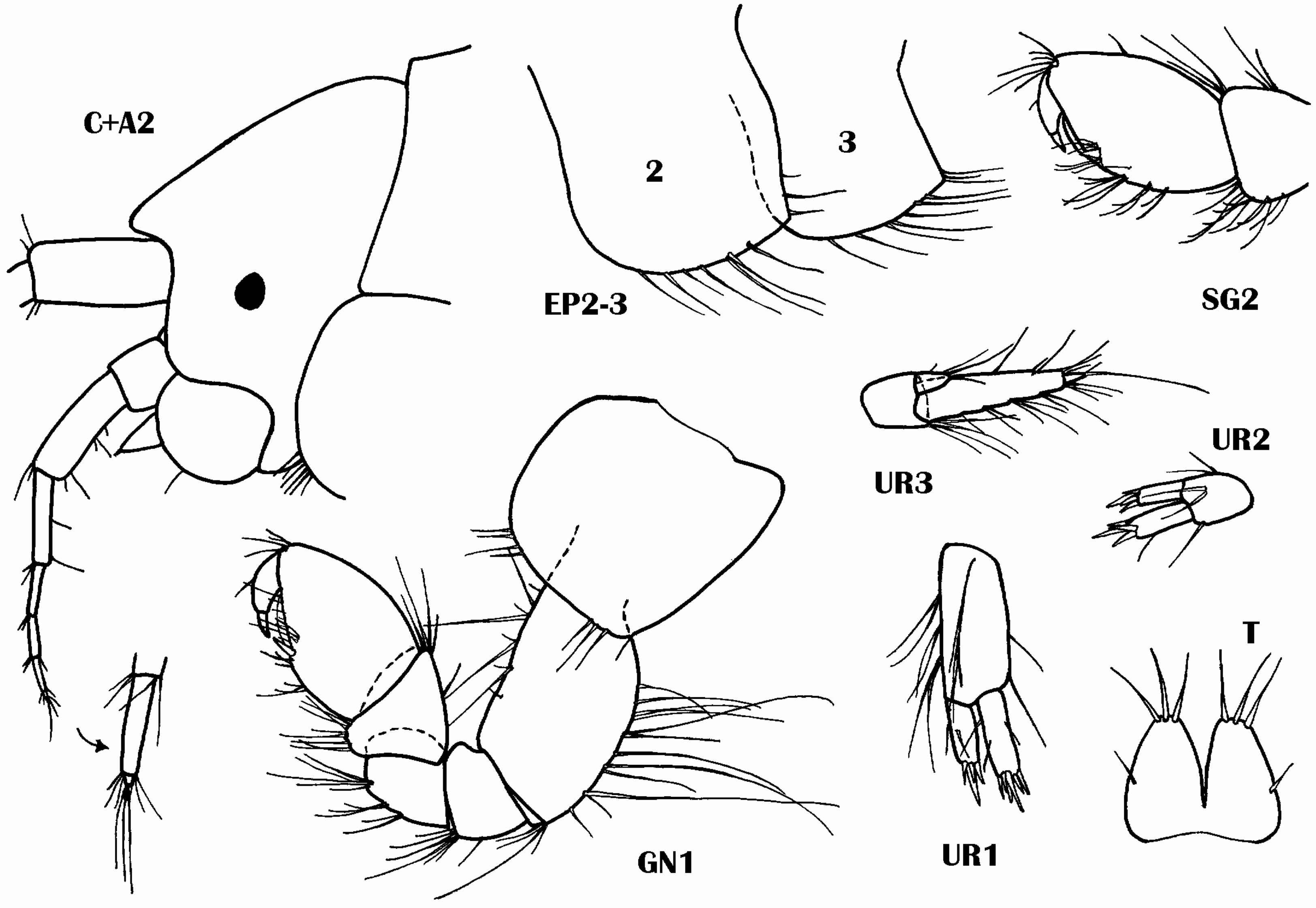


Рис. 58. *Pachyschesis pinguiculus* sp. n., ♀

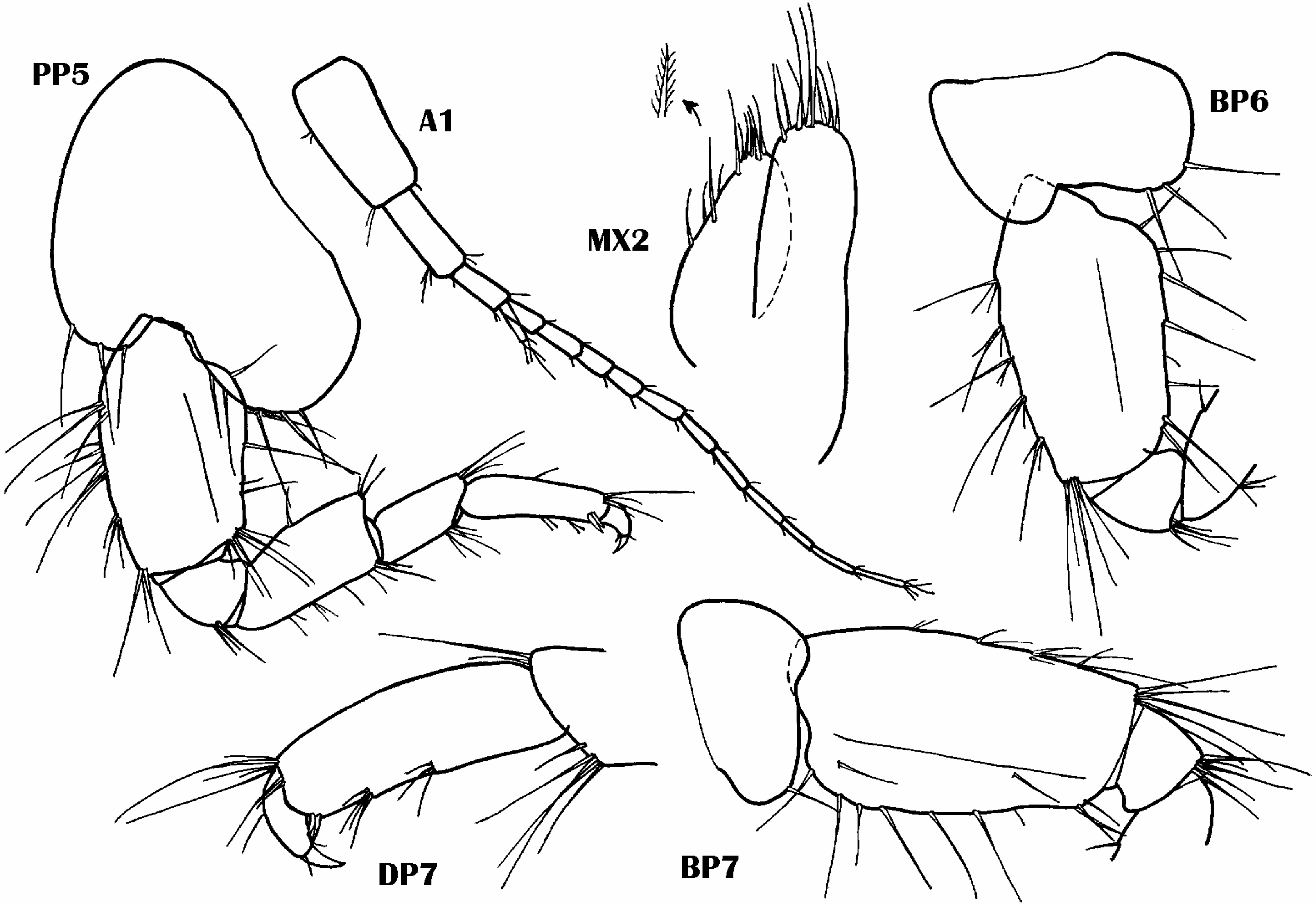


Рис. 59. *Pachyschesis pinguiculus* sp. n., ♀

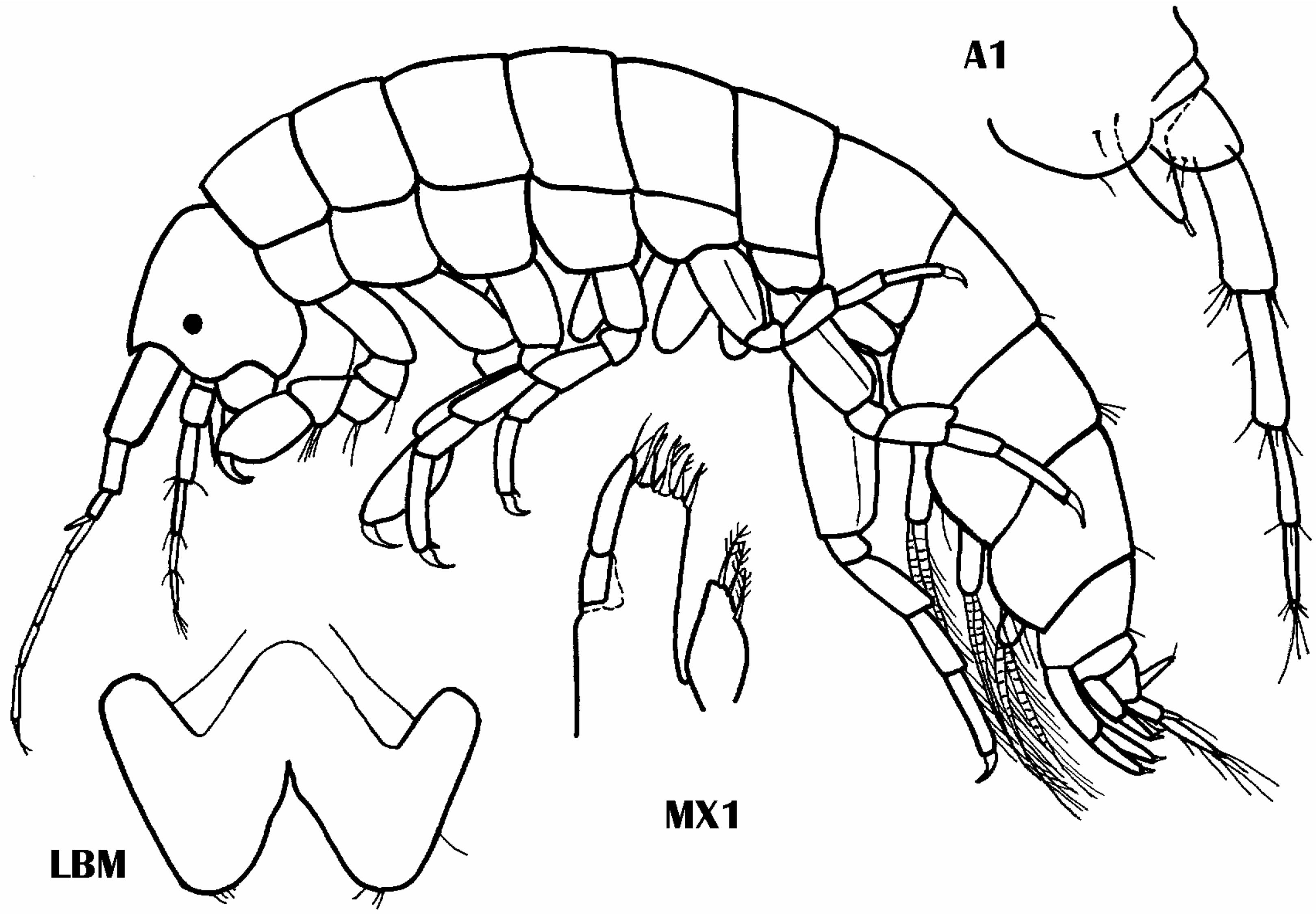


Рис. 60. *Pachyschesis pinguiculus* sp. n., ♂. LBM – нижняя губа

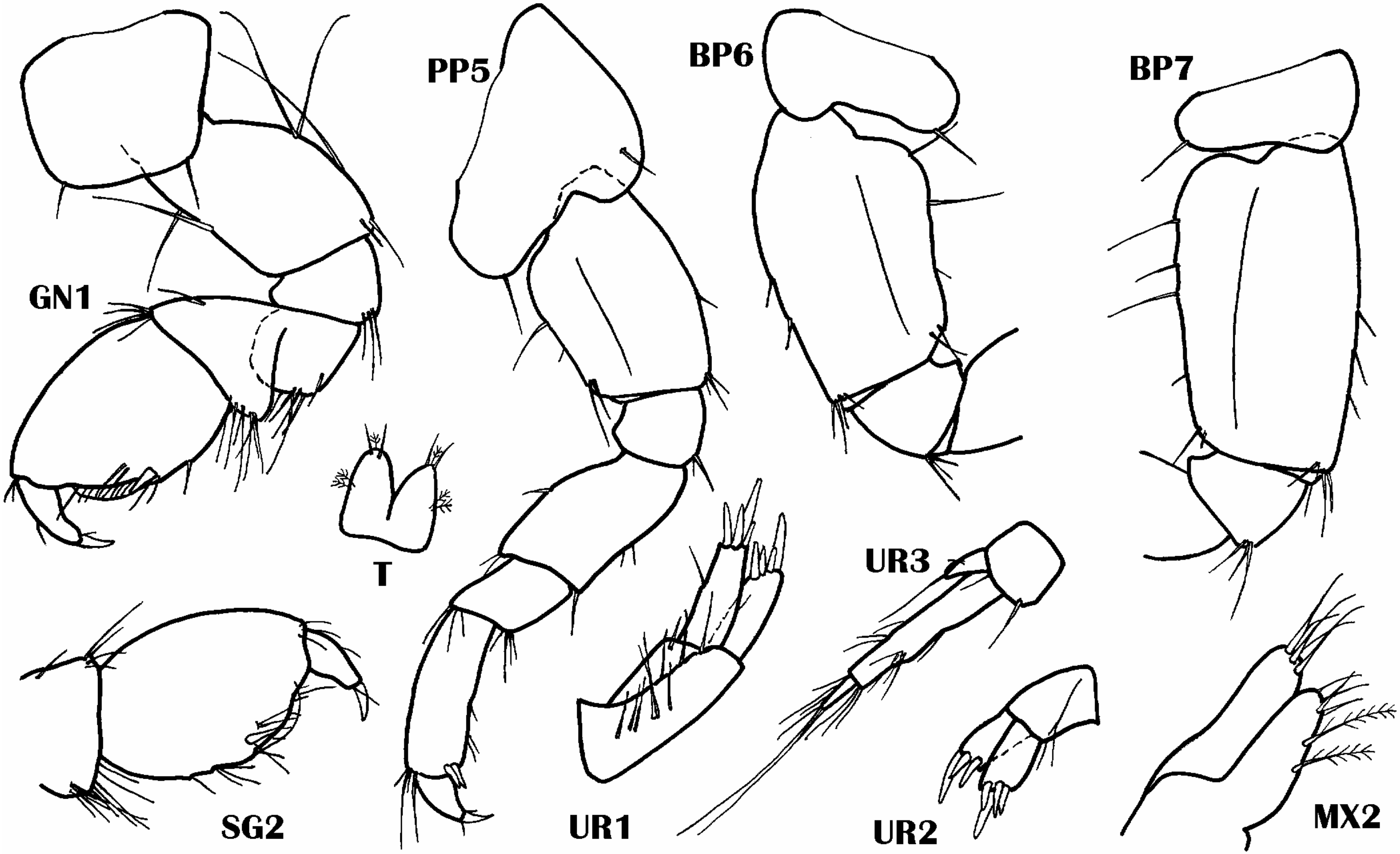


Рис. 61. *Pachyschesis pinguiculus* sp. n., ♂

Коксы 1-4 снизу не вогнуты, с закругленными углами, несущими по группе щетинок каждый; размер коксы 1 значительно меньше, чем 2-4; кокса 5 также крупная, двулопастная, в передней половине по высоте превышает базиподит.

Переоподы 3 пары длиннее, чем 4, в тех и других из члеников базиподиты самые длинные и широкие, с длинными щетинками; мероподиты расширены; карподиты значительно уже и почти вдвое короче мероподитов; проподиты узкие, слабо изогнутые, примерно в 1,5 раза короче карподитов, их подклешневидное строение выражено слабо, хотя слабые дистальные угловые шипы имеются; когти крепкие, короткие (более чем в 2 раза короче проподита). Переоподы 5-7 последовательно увеличиваются в длину, их базиподиты слабо суживаются дистально, с длинными щетинками по переднему и заднему краям; задний край прямой или слегка вогнутый; мероподиты широкие, в дистальной части несколько шире, чем в проксимальной; карподиты в 1,5 раза короче и значительно уже мероподитов; проподиты и когти – как в 3 и 4 парах.

Эпимеральные пластинки с негустыми, но длинными щетинками по нижнему краю, направленными назад и в стороны; нижне-задние углы прямые или притупленные.

Уроподы 1 и 2 короткие, их наружные ветви короче внутренних. В 1 паре стержни с рядом длинных, направленных в сторону простых щетинок, каждая ветвь с группой апикальных шипов и единичными недлинными щетинками, обе заметно короче стержня. В уроподах 2 стержни и ветви примерно равной длины, с немногочисленными щетинками, шипы также имеются только на вершинах ветвей. В уроподах 3 наружная ветвь в 4-5 раз длиннее внутренней, слегка изогнута дорсовентрально, с тонким вторым члеником; обе ветви только с простыми щетинками.

Тельсон рассечен на ¾, каждая ветвь с 3-5 апикальными щетинками и 1 боковой.

Длина тела до 9,5 мм.

Самец карликовый. Тело не утолщенное. Антенны 1 примерно в 3 раза короче тела, в их главном жгуте 5-8 члеников, в придаточном – 1. В жгуте антенн 2 два членика. Коксальные пластинки низкие, 2-я пара лишь незначительно крупнее 1-й. Все придатки тела с меньшим количеством щетинок, чем у самок. Длина тела до 4,8 мм.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ. Наблюдается некоторая вариабельность по длине рострума, размеру и форме глаз.

ЗАМЕЧАНИЯ. Характерные черты вида, пригодные для его различения от других пахисхезисов: наличие небольшого, но выраженного шлемовидного рострума; широкие и недлинные межантеннальные лопасти; правильно или неправильно округлые глаза с диаметром менее ширины базального членика антенны 1; удлиненные и изогнутые проподиты переоподов, подклешневидное цепкое строение которых выражено слабо; короткие ветви уроподов 1 и 2.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Этот вид населяет марсупиумы самок

Ceratogammarus cornutus, где встречается как по одному экземпляру, так и по два (♂ + ♀). Гемолимфа самок темная, и тело выглядит слабо- или среднефиолетовым. Яйца у самок также фиолетовые, окрашены более интенсивно. Самцы практически бесцветные. В теле и в голове рачков имеются более-менее значительные оранжевые или желтые липидные включения. У особей хозяев при наличии паразита число яиц в марсупиуме может сильно уменьшаться (вероятно, не только за счет выедания, но и благодаря их выпадению из-за движений паразита). Число яиц просчитано у двух самок *P. pinguiculus*; оно оказалось равным 61 и 67 (при длине тела соответственно 8,0 и 9,5 мм). Яйца паразита крупные: длина их 0,7-0,8 мм и ширина 0,4-0,5 мм; они лишь немного мельче яиц вида-хозяина, имеющего длину тела до 30 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южный Байкал (профиль: протока Шаманка – бухта Песчаная; напротив Бугульдейки), северная часть Малого моря, Северный Байкал (створ Чивыркуйского залива, напротив Томпы, Фролихи, на профиле Сеногда – Хакусы). Глубина 145-920 м. В Селенгинском районе на глубинах 100-200 м пока ни разу не встречен, несмотря на то, что мною просмотрены около 200 экз. хозяина, являющегося в этом районе хоть и не доминантной, но достаточно массовой формой.

ЭТИМОЛОГИЯ: pinguiculus – лат. «жирный». Название отражает наличие большого количества липидных включений в теле рачков.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 9,5 мм: 7.12.1988, Малое море, к северу от траверза мыса Зогдук, глуб. 145-170 м, ихтиологический трал, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 4 экз. (3♀♀, 1♂, 1 juv.) – 8.10.1991, напротив Томпы, глуб. 775-810 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 2 экз. (♀ и ♂) – 11.10.1991, напротив бухты Фролиха, район подводного метансодержащего источника, глуб. 475-490 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 2 экз. (♀ и ♂) – 25.09.1991, створ Чивыркуйского залива, глуб. 830 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.Г. Сиделёва, И.В. Ханаев).

Pachyschesis vorax Tachteew, sp. n.

Рис. 62, 63

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое; сегменты мезосомы толстые, с неясными краевыми вздутиями. 1 и 2 сегменты метасомы (или только 2) с единичными короткими щетинками по заднему краю; 3 сегмент метасомы и все сегменты уросомы с более длинными и густыми щетинками, сидящими веером по заднему краю и наклоненными назад. Голова сверху выпуклая, покатая, с коротким шлемовидным рострумом, по длине равным около половины диаметра базального членика антенны 1; межантеннальные лопасти плавно округленные, выдаются вперед чуть далее конца рострума. Глаза неправильно округлые или суженные дорсовентрально, их размер варьирует (равен диаметру базального членика антенны 1 или меньше него); цвет глаз коричневый у живых особей; у фиксированных глаза пигментированы слабо или обесцвечены.

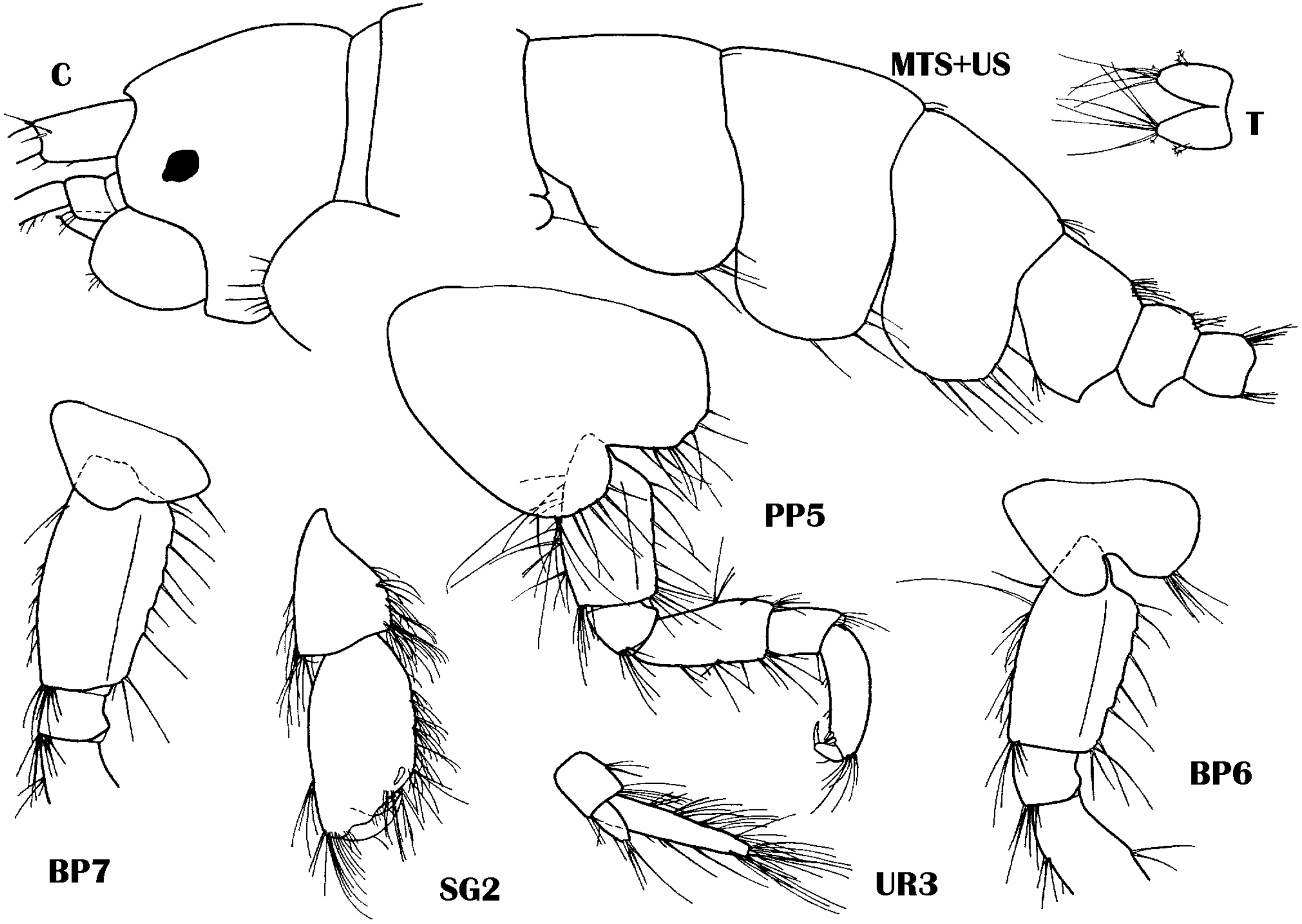


Рис. 62. *Pachyschesis vorax* sp. n., ♀

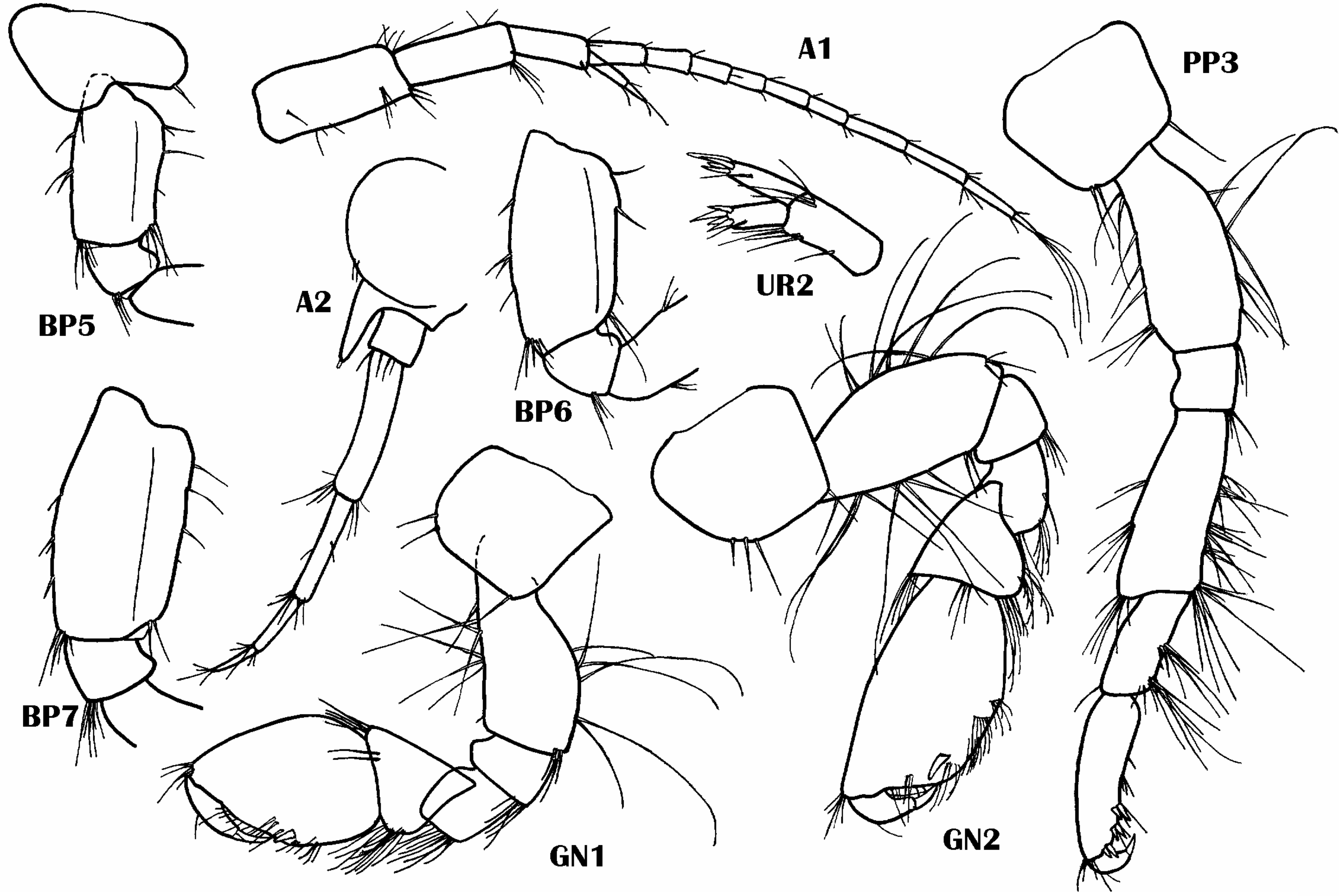


Рис. 63. *Pachyschesis vorax* sp. n., ♂

Антенны 1 примерно в 3,5 раза короче тела и несколько менее чем вдвое длиннее антенн 2. Базальный членик стержня антенны 1 менее чем вдвое короче головы, 2-й членик почти равен по длине 1-му, 3-й на 1/3-1/4 короче 2-го. В главном жгуте 13-15 члеников, в придаточном – 2 (второй членик короткий и тонкий, иногда вообще зачаточный). Антеннальный конус простирается до 1/5-1/3 длины 4-го членика стержня антенны 2; 5 членик чуть короче 4; в жгуте 3-4 членика.

Концевой членик пальпуса мандибулы широко-ланцетовидный, щетка занимает менее половины его длины, состоит из длинных щетинок, боковые стороны членика голые. В максилле 1 щупик нормальной длины, с группой апикальных щетинок; наружная пластинка с 6 неразветвленными иглами, внутренняя с 6 перистыми щетинками. Пластинки максиллы 2 узкие и длинные, на внутренней пластинке диагональный ряд щетинок сдвинут к внутреннему краю, состоит из 3 хет. Наружная пластинка максиллипед не расширена; коготок тонкий, равен 2/3 длины последнего членика пальпуса, равной длины с апикальными щетинками этого членика.

Гнатоподы с умеренно расширенными базиподитами, несущими густые и очень длинные щетинки по обоим краям. Ладони 1 пары небольшие (вдвое короче головы), миндалевидные. Ладони 2 пары в 1,5 раза длиннее, чем 1, овальные, с длинными густыми щетинками; пальмарный край выпуклый, плавно переходит в нижний; коготь короткий. В ладонях обеих пар имеется только по одному слабому граничному шипу. В карпоподитах 2 пары длина в 1,5 раза превышает максимальную ширину.

Коксы 1-4 умеренно крупные, их передние углы округлены больше задних, те и другие несут щетинки; кокса 1 лишь слегка сбоку надвинута на голову своим передним краем; нижний край коксы 4 слегка вырезанный. Спускающаяся вниз лопасть передней половины коксы 5 широкая.

Переоподы 3 и 4 густо опушены длинными щетинками, 3 пара заметно длиннее 4. Базиподиты изогнутые, неширокие в сравнении с другими *Pachyschesis*. Прочие членики также неширокие, удлиненные; мероподиты лишь слегка расширены в дистальной половине, их длина почти в 3 раза больше ширины; карпо- и проподиты длинные и тонкие, подклешневидное строение проподитов не выражено, хотя в нижней части они снабжены 1-3 группами шипов. Когти крепкие, сильно изогнутые. Базиподиты переоподов 5-7 довольно узкие, несколько сужены дистально, задний край с редкими, длинными щетинками, в 5 паре слегка вогнутый, в 6 и 7 прямой; прочие членики – как в 3-4 парах, но более мощные.

Эпимеральные пластинки с притупленными нижне-задними углами, с немногочисленными, направленными назад длинными щетинками по нижнему и заднему краям; в 3 паре щетинки более густые, чем во 2.

Уроподы 1 и 2 простираются до конца стержней уроподов 3, вооружены длинными простыми щетинками, наиболее густыми по наружной стороне стержней; ветви в 1 паре заметно короче стержней, наружная в обеих парах короче внутренней, шипы сидят только на вершинах ветвей. В уроподах 3 наружная ветвь длинная и тонкая, очень слабо изогнутая дор-

совентрально, с тонким вторым члеником варьирующей длины и длинными простыми щетинками, наиболее густыми на вершине ветви; внутренняя ветвь в 3,5-4 раза короче наружной, с несколькими простыми щетинками.

Тельсон рассечен до основания; ветви несут по группе апикальных щетинок, превышающих длину тельсона; на боковых сторонах ветвей только тончайшие пальмовидные волоски, щетинок нет.

Длина тела до 15,5 мм. Тело живой самки фиолетовое, прежде всего за счет окрашенных зрелых яиц в гонадах.

Самец карликовый. Тело неширокое. Антенны 1 в 2,5 раза короче тела, в их главном жгуте 6-10 члеников; придаточный жгутик – как у самки. В жгуте антенн 2 пары 2-3 членика. Внутренняя пластинка максилл 1 с 4 перистыми щетинками. Ладони гнатоподов – как у самки, но заметно крупнее, в 1 паре равны 2/3 длины головы, во 2 – равной длины с головой. Коксы небольшие, невысокие. В уроподах 3 наружная ветвь с длинным и тонким вторым члеником, внутренняя в 4-6 раз короче наружной (чем крупнее экземпляр, тем меньше разница длин ветвей). Апикальные щетинки на ветвях тельсона не длиннее его самого. Длина тела до 6,0 мм.

ЗАМЕЧАНИЯ. Данный вид по размерам тела самок – один из самых крупных представителей *Pachyschesis*, Наряду с *P. sideljowae*, от которого отличается: более густыми щетинками на последних сегментах тела; более стройными базиподитами переоподов (как передней, так и задней группы); меньшими размерами эпимеральных пластинок, несущих немногочисленные, не собранные в пучки щетинки; сильнее выраженным половым диморфизмом по длине тела; более короткими уроподами 1 и 2; более коротким концевым члеником пальпуса мандибулы, и др.

ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид встречается в марсупиумах самок *Abyssogammarus sarmatus sarmatus* (Dyb., 1874), выловленных в Северном Байкале напротив Томпы и в каньоне Бегул (Средний Байкал); на части этикеток в материале А.Я. Базикаловой место сбора не указано. Глубина 775-1080 м. Хозяин (*A. sarmatus* s. str.) – одна из специализированных глубоководных форм амфипод, встречающаяся только на глубинах, превышающих 300 м (Bekman et al., 1998).

ЭТИМОЛОГИЯ: vorax – лат. «прожорливый». Для достижения крупных размеров рачкам явно требуется поедать большое количество яиц хозяина.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 15,0 мм: 8.10.1991, Северный Байкал напротив Томпы, глуб. 775-810 м, ил, детрит; бимтрал 3 м, НИС «Верещагин»; из марсупиума *A. sarmatus sarmatus* (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 2 экз. (♀, ♂) – 21.06.1991, каньон Бегул (Средний Байкал), глуб. 1080 м, ил, ПОА “Pisces”, погружение № 1 (сборщик не указан); 2 экз. – из материала А.Я. Базикаловой (сведений о месте и дате сбора нет).

Pachyschesis lamakini **Tachteew, sp. n.**

Рис. 64-67

ОПИСАНИЕ. Самка. Мезосома умеренно расширена, мета- и уросома более стройные. Сегменты мезосомы с неясно выраженными краевыми вздутиями, над которыми расположены слабые боковые вдавления. 1 и 2 сегменты метасомы с единичными короткими щетинками по заднему краю; на 3 сегменте метасомы и сегментах уросомы щетинки более густые и длинные, наклонены назад. Голова дорсально выпуклая, покатая, с коротким шлемовидным рострумом, по длине составляющим около половины диаметра базального членика антенны 1; межантеннальные лопасти широкие, с плавно округленными углами; нижний угол выражен более отчетливо, чем верхний. Глаза крупные, неправильной формы, их передний край выше заднего, нижне-передний угол оттянут вперед, заходит на межантеннальную лопасть. Размер глаз варьирует; их высота обычно не менее ½ высоты головы. Цвет глаз у живых особей красный, у фиксированных они обесцвеченные, слабо заметные, иногда вообще не видны.

Антенны 1 в 2,3-2,5 раза короче тела и почти вдвое длиннее антенн 2, их базальный членик цилиндрический, на треть короче головы, со слабо выраженным дорсальным бугорком; 2 членик на 1/3 короче базального, 3 настолько же короче 2, оба слабо расширены дистально; в главном жгуте до 24 члеников, несущих мелкие эстетаски, в придаточном 2-4. В антеннах 2 антеннальный конус достигает 1/4-1/3 длины 4 членика стержня; 4 и 5 членики равной длины; в жгуте до 6 члеников.

Концевой членик пальпуса мандибулы коротко-ланцетовидный, щетка занимает более половины его длины, состоит из довольно длинных щетинок; на боковых сторонах членика по 1-2 щетинки. Наружная пластинка максиллы 1 с 9 неразветвленными иглами, несущими сбоку очень слабую «гребенку», внутренняя пластинка с 3-4 перистыми щетинками; пальпус короткий, его апикальные щетинки несколько не достигают конца самых длинных игл наружной пластинки. Максиллы 2 слабые, апикальные щетинки на наружной пластинке почти равны длине последней; на внутренней пластинке косой ряд включает всего 2 щетинки, сдвинут на внутренний край.

Гнатоподы с сильно расширенными базиподитами; ладони крупные, толстые, с вогнутой внутренней поверхностью и выпуклой наружной, с двумя парами граничных шипов; ладонь 1 пары миндалевидная, ладонь 2 пары – неправильно-овальная, на четверть короче первой и почти равна длине головы.

Коксы 1-4 широкие и невысокие, с выемчатым нижним краем, в 3 и 4 парах длина равна ширине; углы несут по группе щетинок.

Переоподы 1 длиннее, чем 2, с более широкими базиподитами; мероподиты широкие, в дистальной половине с параллельными краями, нижне-передний угол слегка выдается вниз; карпоподиты значительно короче

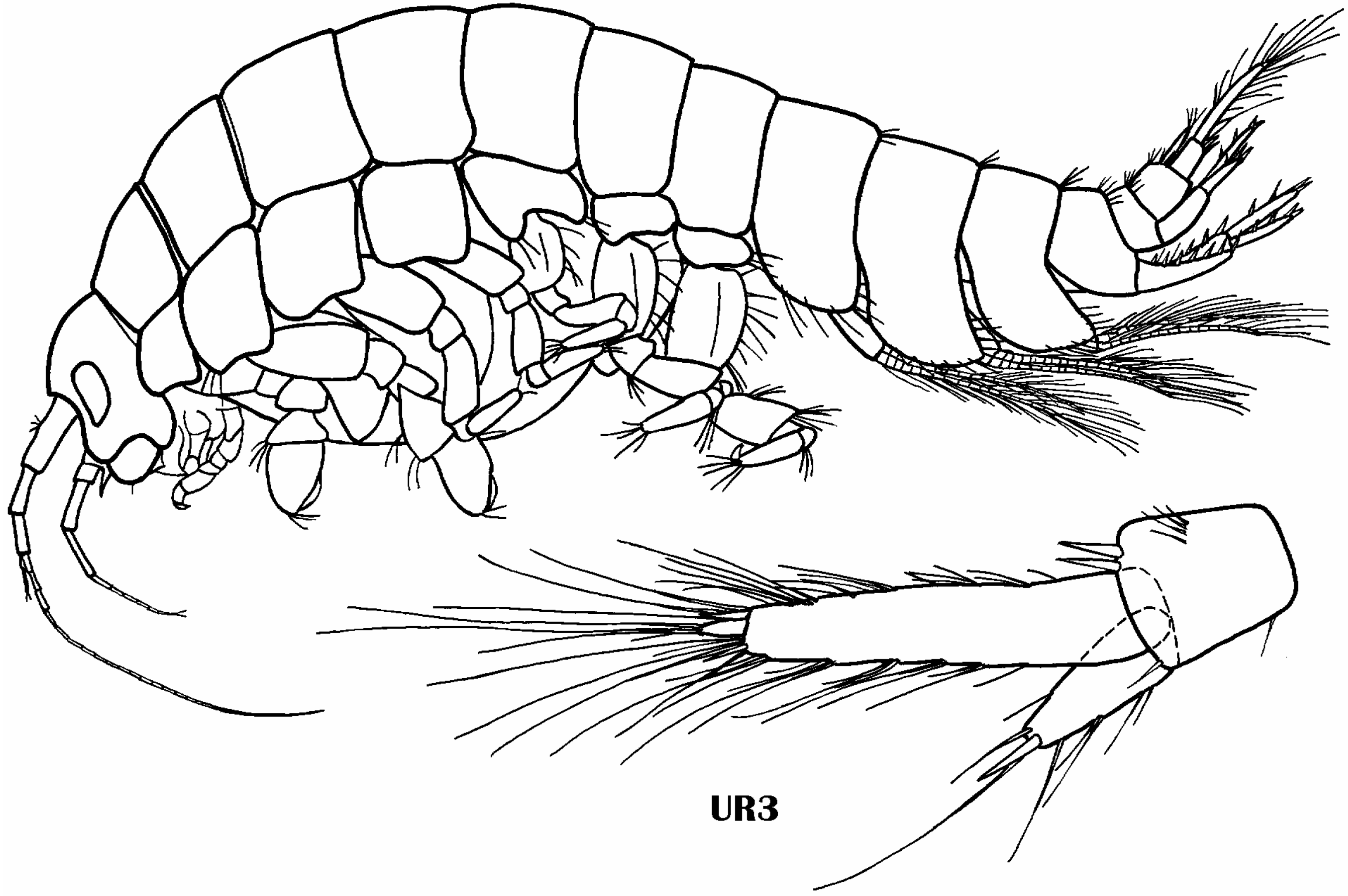


Рис. 64. *Pachyschesis lamakini* sp. n., ♀ (общий вид – голотип)

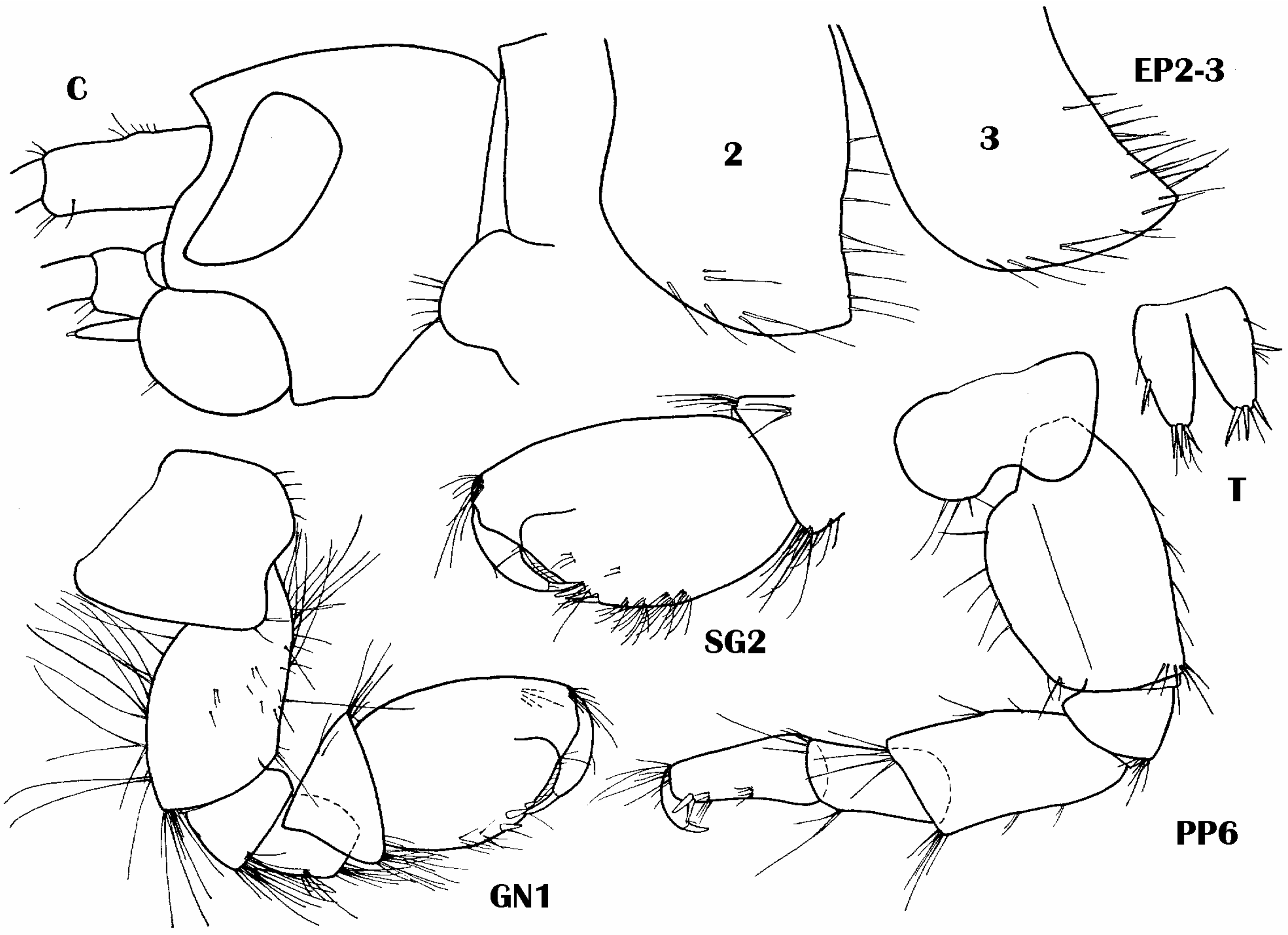


Рис. 65. *Pachyschesis lamakini* sp. n., ♀

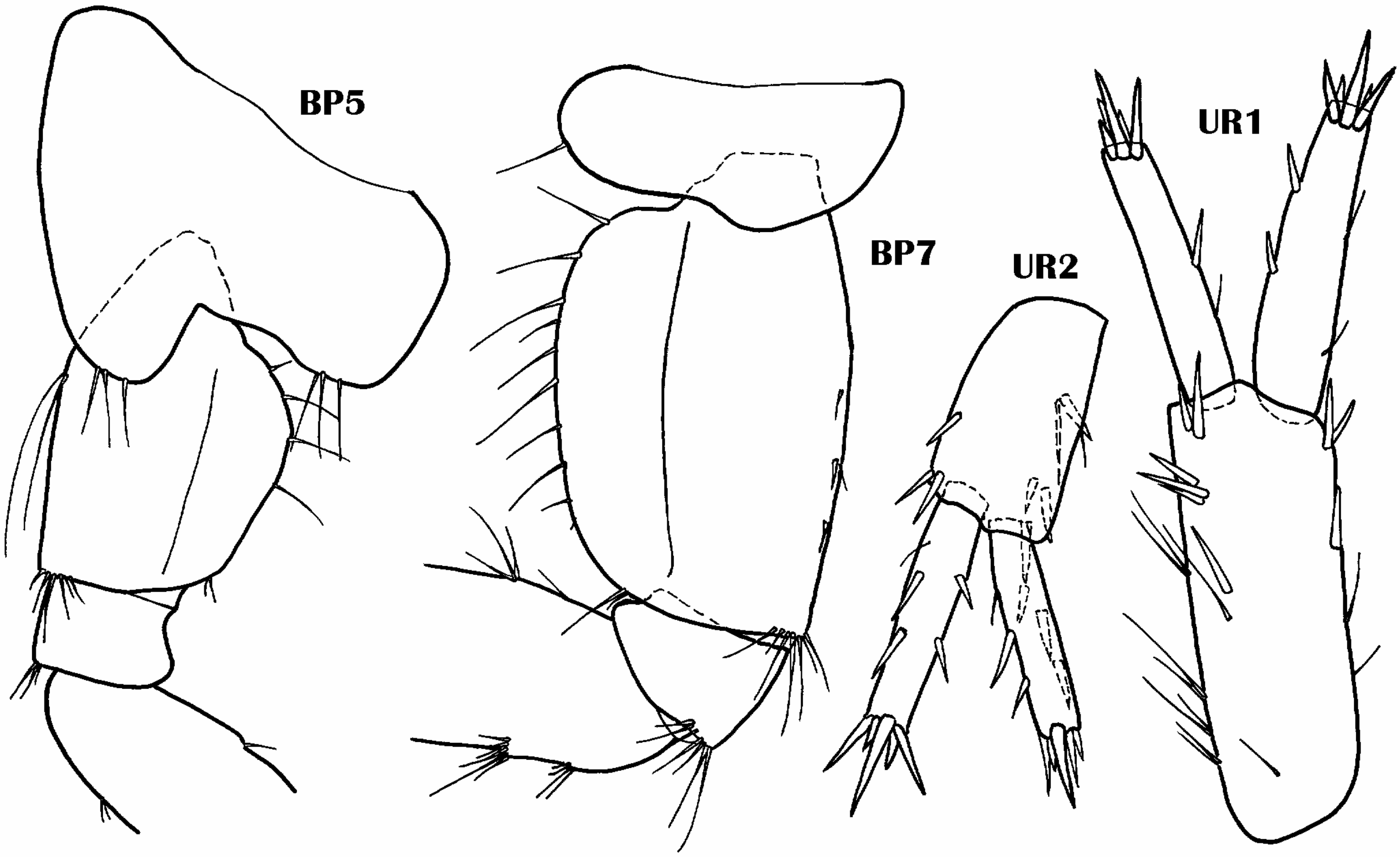


Рис. 66. *Pachyschesis lamakini* sp. n., ♀

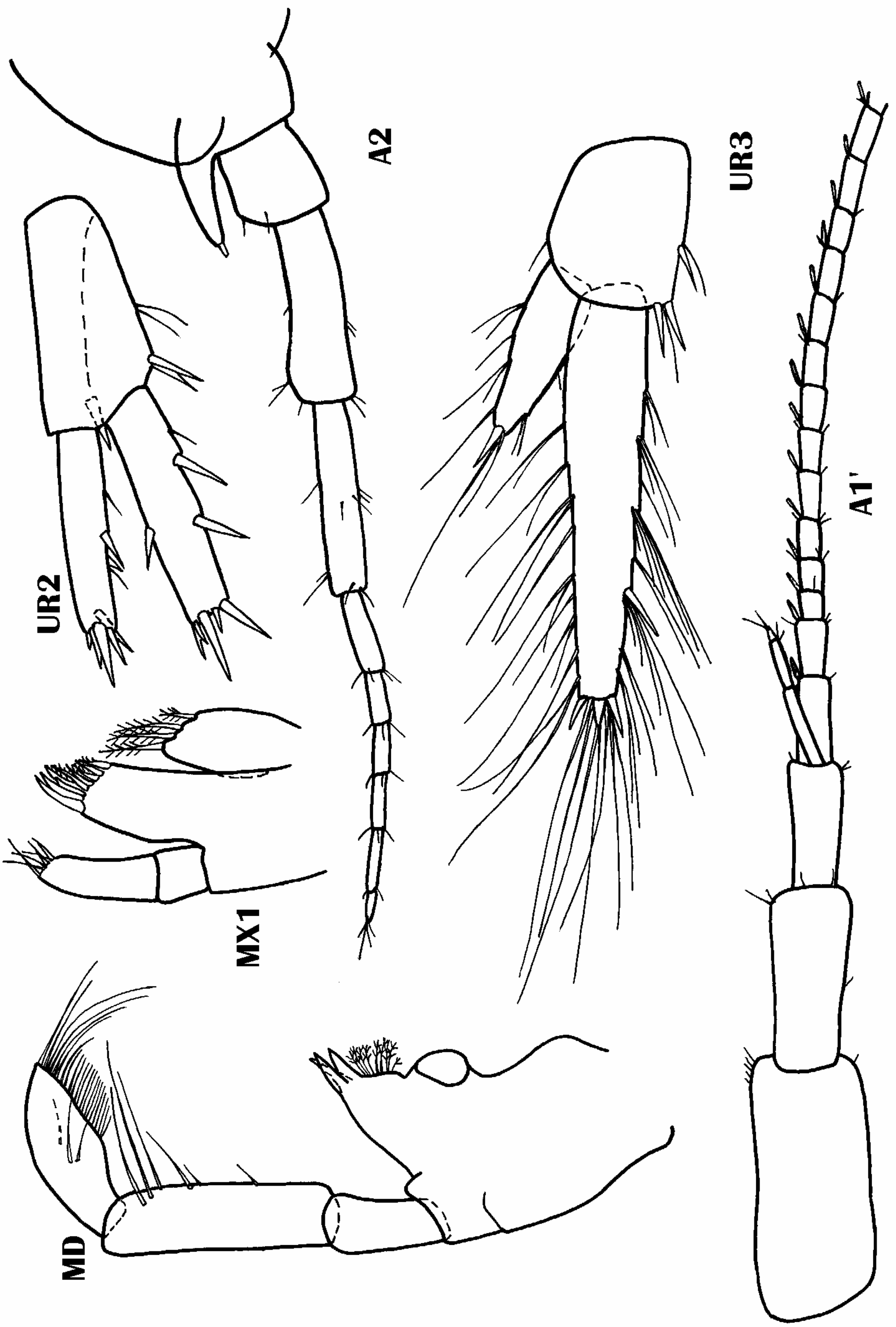


Рис. 67. *Pachyschesis lamakini* sp. n., ♂

и уже мероподитов, также с оттянутым нижне-передним углом; проподиты цилиндрические, в 1,5 раза длиннее карподитов, слабо изогнутые, снизу подклешневидные, с парой граничных шипов. Базиподиты переоподов 5-7 довольно широкие, их нижне-задний угол плавно закруглен, не образует спускающейся вниз лопасти; задний край почти прямой (5 пара) или слабо выпуклый (6 и 7 пары), несет редкие щетинки средней длины; мероподиты расширены в дистальной половине, карподиты на четверть короче мероподитов, проподиты у́же и немного длиннее карподитов, слабо изогнуты, дистально суживаются; дистальная часть подклешневидная, несет 1-2 пары хорошо развитых шипов; когти короткие, крепкие, сильно изогнутые. В целом переоподы расставлены в стороны, их передняя и задняя группы направлены навстречу друг другу (особенно хорошо видно при взгляде сверху), так что в совокупности образуют единый прикрепительный аппарат.

Эпимеральные пластинки во 2 и 3 парах широкие, дистально расширенные; нижне-задние углы почти прямые; нижний край равномерно выпуклый, вдоль него – ряд негустых щетинок, направленных назад; задний край во всех трех парах также с рядом направленных назад щетинок. Отдельные щетинки могут иметься на боковой поверхности пластинок.

Уроподы 1 и 2 хорошо развиты, не укорочены, стержни мощные, ветви довольно тонкие; и стержни, и ветви несут шипы на дистальном конце и по боковым сторонам, а также очень редкие, недлинные простые щетинки; наружные ветви чуть-чуть короче внутренних. В уроподах 3 стержень с единичными шипами и щетинками, наружная ветвь очень длинная, слегка изогнутая дорсовентрально, двучленистая, с коническим вторым члеником и длинными простыми щетинками на вершинах и по обоим краям; у основания второго членика среди щетинок – пара тонких шипов; один шип может иметься и по наружному краю. Внутренняя ветвь в 2,5 раза короче наружной, с одним шипом и парой щетинок на вершине (одна из них очень длинная); края с единичными простыми щетинками или голые, иногда имеется 1 шип. Длина уроподов 3 вместе с веером концевых щетинок составляет около 1/5 длины тела.

Тельсон рассечен до основания, ветви несут по группе апикальных шипов, среди которых имеются единичные короткие щетинки; наружный край ветвей также несет единичные короткие щетинки и часто – по 1 шипу.

Самец не имеет существенных отличий от самки. Средняя длина его тела лишь немного короче таковой у самки (см. раздел «Биология и экология»).

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ И ЗАМЕЧАНИЯ. По форме головы и глаза данный вид похож на *P. bergi*. Отличается от него и всех прочих *Pachyschesis* сочетанием следующих признаков. Глаза в фиксированном состоянии депигментированы. Коксальные пластинки невысокие, с выемкой по нижнему краю. Ладони гнатоподов крупные. Базиподиты переоподов 5-7 умеренно-широкие, с равномерно закругленным задним кра-

ем, без свисающей вниз лопасти. Задний край эпимеральных пластинок с рядом направленных назад щетинок. Стержни и ветви уроподов 1 и 2 с шипами на вершинах и по боковым сторонам. Наружная ветвь уроподов 3 тонкая и длинная, изогнута дорсовентрально. Тельсон с шипами. Половой диморфизм выражен слабо.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Этот вид легко покидает хозяина, и в траловых уловах большая часть экземпляров при разборе отмечается уже в свободном виде. Тем не менее, несколько раз отмечен в жаберной полости (в том числе и у самцов) *Garjajewia cabanisii cabanisii* и один раз – в марсупиуме самки этого вида. Согласно одной из этикеток А.Я. Базикаловой, обнаружен также в жаберной полости *Garjajewia dogieli*. Мною в одном случае отмечен в жаберной полости *Plesiogammarus zienkowiczii*. В дночерпательных пробах, ловушках и прочих сборах, где отсутствуют крупные нектобентические бокоплавы, никогда не встречается. Таким образом, не приходится сомневаться в паразитическом образе жизни этого вида, но у него либо отсутствует строгая специфичность к хозяину, либо его основной хозяин – *G. cabanisii*, а другие виды он использует лишь в качестве «транспортного средства» в поисках гаряевий. Такой возможности, очевидно, лишены большинство других *Pachyschesis*, которые в поднятых на палубу уловах никогда самостоятельно (активно) не покидают хозяина и встречаются только на одном его виде. Вероятно, *P. lamakini* способен также активно отыскивать хозяина в состоянии свободного плавания.

Все это говорит о неустоявшихся еще паразито-хозяинных взаимоотношениях, равно как и отсутствие резко выраженного полового диморфизма по размерам тела у *P. lamakini*. Половозрелые самки с яйцами или мохнатыми оостегитами имеют длину тела от 8,7 мм до 11,5 мм при среднем значении 10,1±0,2 мм (n=24). Минимальная длина неполовозрелых самок 4,7 мм, средняя длина самок всех стадий – 8,6±0,3 мм (n=42). Длина тела самцов колеблется от 4,4 мм до 12,0 мм (т.е. их максимальные размеры такие же или даже более крупные, чем у самок!), средняя величина составляет 7,8±0,3 мм (n=32), то есть лишь немного меньше таковой у самок. При длине тела 4,3 мм и менее особи не имеют еще признаков пола.

Окраска живых особей белесая или светло-фиолетовая; на ее фоне выделяются интенсивно-фиолетовые яйца, находящиеся в марсупиуме или еще зреющие в яичниках. Размер вынашиваемых яиц – 0,3х0,5(0,4) мм. В теле могут иметься оранжевые липидные включения, наиболее часто локализованные в голове.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: весь Байкал, глубина 170-1050 м.

ЭТИМОЛОГИЯ. Вид назван в честь геолога Василия Васильевича Ламакина, знатока геологии Байкала и автора гипотез о воздействии тектонического фактора на эволюцию байкальской фауны.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 11,5 мм: 4.09.1993, профиль Зама – Хобой, глуб. 250 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев), хозяин – *Garjajewia cabanisii cabanisii*. Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 6 экз. (2♀♀, 4♂♂) – из того же сбора; 1 экз. (♀) – 16.08.1994, напро-

тив Бугульдейки, глуб. 405-410 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев), хозяин – *G. cabanisii cabanisii* (♀, марсупиум); 1 экз. (♀) – 24.05.1992, напротив Бугульдейки, глуб. 400-450 м, илы, корочка, бимтрал, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев), хозяин – *G. cabanisii cabanisii* (♂, жаберная полость); 21 экз. (14♀♀, 7♂♂) – 10.07.1987, склон дельты Селенги, м. Колокольный – Харауз, глуб. 250-295 м, бимтрал 4 м, НИС «Титов» (И.В. Механикова), хозяин неизвестен; 4 экз. (♀♀) – 15.06.1983, Малое море, Зама – Хобой, глуб 300 м, трал (О.А. Тимошкин), хозяин неизвестен; 2 экз. (♀, ♂) – 21.08.1989, Сосновская банка, глуб. 200 м, камни, гравий, ил с коркой, бимтрал 1 м, НИС «Обручев» (В.В. Тахтеев), хозяин не установлен; 1 экз. (♀) – 4.07.1987, Академический хребет, склон, глуб. 480-490 м, бимтрал 4 м, НИС «Титов» (И.В. Механикова, В.В. Тахтеев), хозяин не установлен; 1 экз. (♂) – 17.06.1983, профиль Сосновка – Заворотная, глуб. 860 м, трал (О.А. Тимошкин), хозяин неизвестен; 4 экз. (2♀♀, 2♂♂) – 30.06.1987, 3 мили от р. Шегнанда на юго-запад, глуб. 300-540 м, бимтрал 4 м, НИС «Титов» (И.В. Механикова, В.В. Тахтеев), хозяин неизвестен; 1 экз. (♀) – 6.12.1947, Лиственичное, глуб. 800-900 м (А.Я. Базикалова), хозяин – *G. cabanisii* (♂, жаберная полость); 1 экз. (♂) – 2.09.1936, у м. Немнянка, глуб. 347 м, станция 11081, сбор 8165 (А.Я. Базикалова), хозяин неизвестен.

***Pachyschesis bazikalovae* G.Karaman, 1976**
Рис. 68-71

Pachyschesis branchialis (part.). Базикалова, 1945, с.272-274; табл. XLIII, фиг. 1, 2.

Pachyschesis bazikalovae. Karaman, 1976, p. 39-40. Barnard, Barnard, 1983, p. 571. Тахтеев, Механикова, 1993, с. 21-25.

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело компактное, значительно расширенное в передней части. Сегменты мезосомы со вдавлениями по бокам, более выраженными у крупных экземпляров; границы между сегментами четкие, приглубленные. По задним краям сегментов метасомы – редкие, короткие щетинки; на уросоме они более многочисленные, на 1 и 2 сегментах сидят в виде веера. Голова нормальных размеров, гладкая, сверху выпуклая, с почти прямым лобным краем и неширокими, но заметно выдающимися вперед, плавно округленными межантеннальными лопастями. Глаза маленькие, правильно-округлые, ярко-алые или розовые у живых особей, обесцвеченные у фиксированных, состоят всего из нескольких (иногда даже 3) фасеток.

Антенны 1 в 2,5-3 раза короче тела и чуть менее чем вдвое длиннее антенн 2; членики стержня цилиндрические, не укороченные, базальный короче головы, 2 немного короче базального, 3 чуть короче 2; в главном жгуте до 16 члеников, в придаточном 1-2. В антенне 2 базальный членик сильно вздут, виден практически целиком благодаря значительной вырезке нижнего края головы; антеннальный конус длинный, достигает 1/3-1/2 длины 4 членика стержня, который равен по длине 5 членику, щетинки на них редкие и короткие; в жгуте 3-4 членика.

Ротовые части слабые, хотя и сравнительно крупные для видов данного рода. Пальпус мандибулы с ланцетовидным концевым члеником, несущим 1 щетинку на боковой стороне, его апикальные щетинки короткие, тонкоперистые (смотреть под микроскопом), щетка нормального строения; зубцы режущего края мандибулы слабые, зубной отросток маленький.

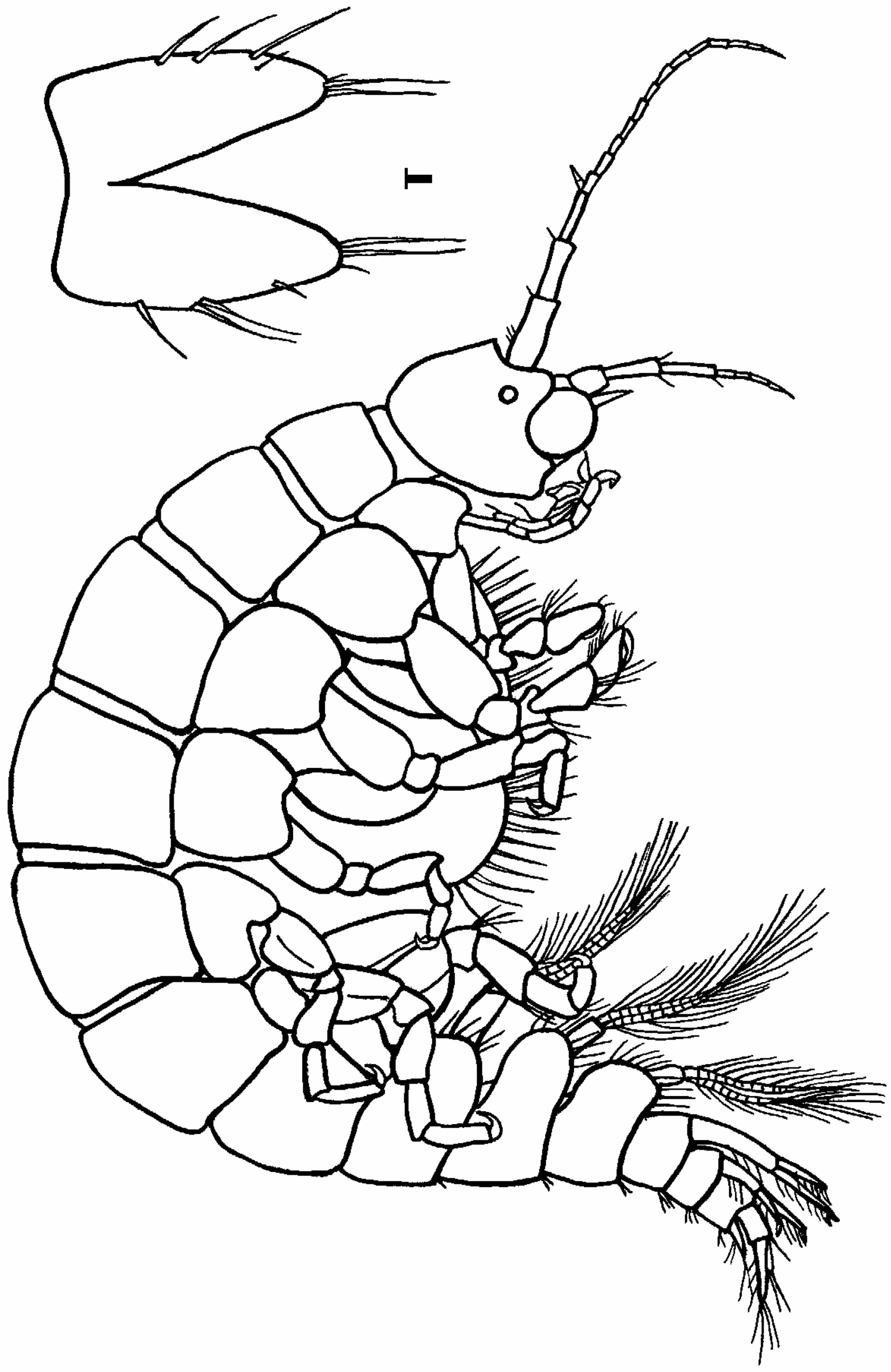


Рис. 68. *Pachyschesis bazikalovae*, ♀ (общий вид – неотип)

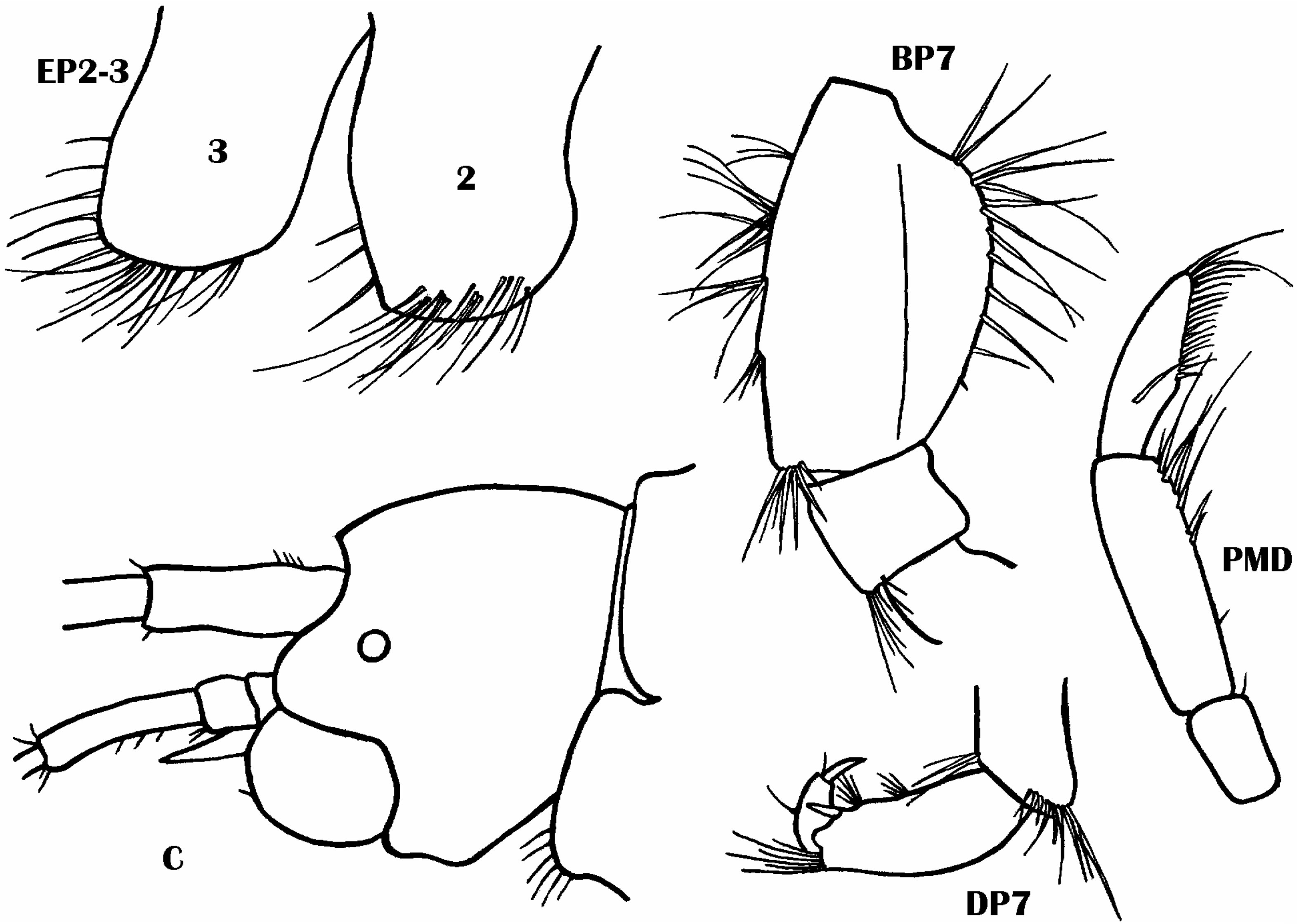


Рис. 69. *Pachyschesis bazikalovae*, ♀

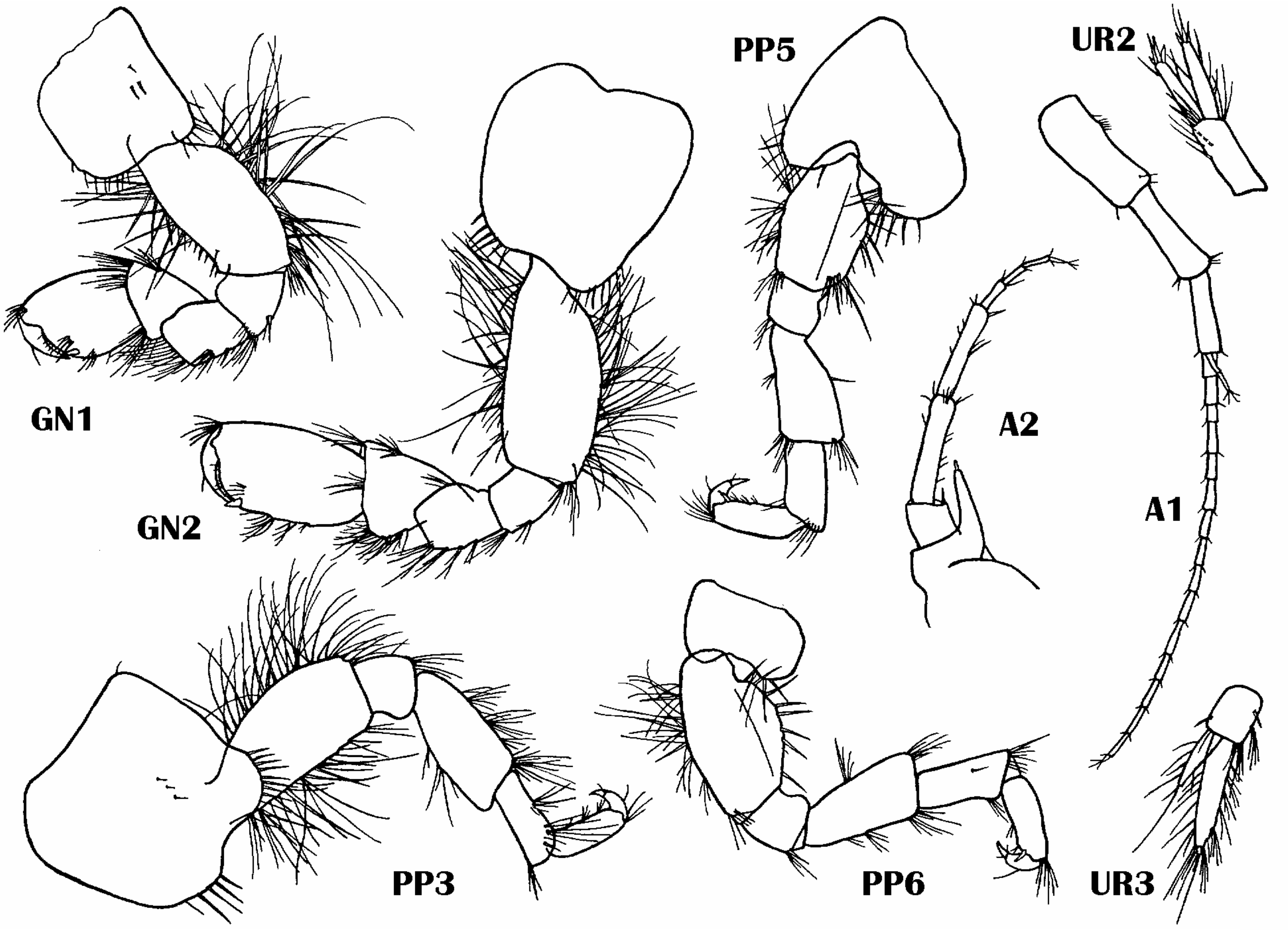


Рис. 70. *Pachyschesis bazikalovae*, ♀

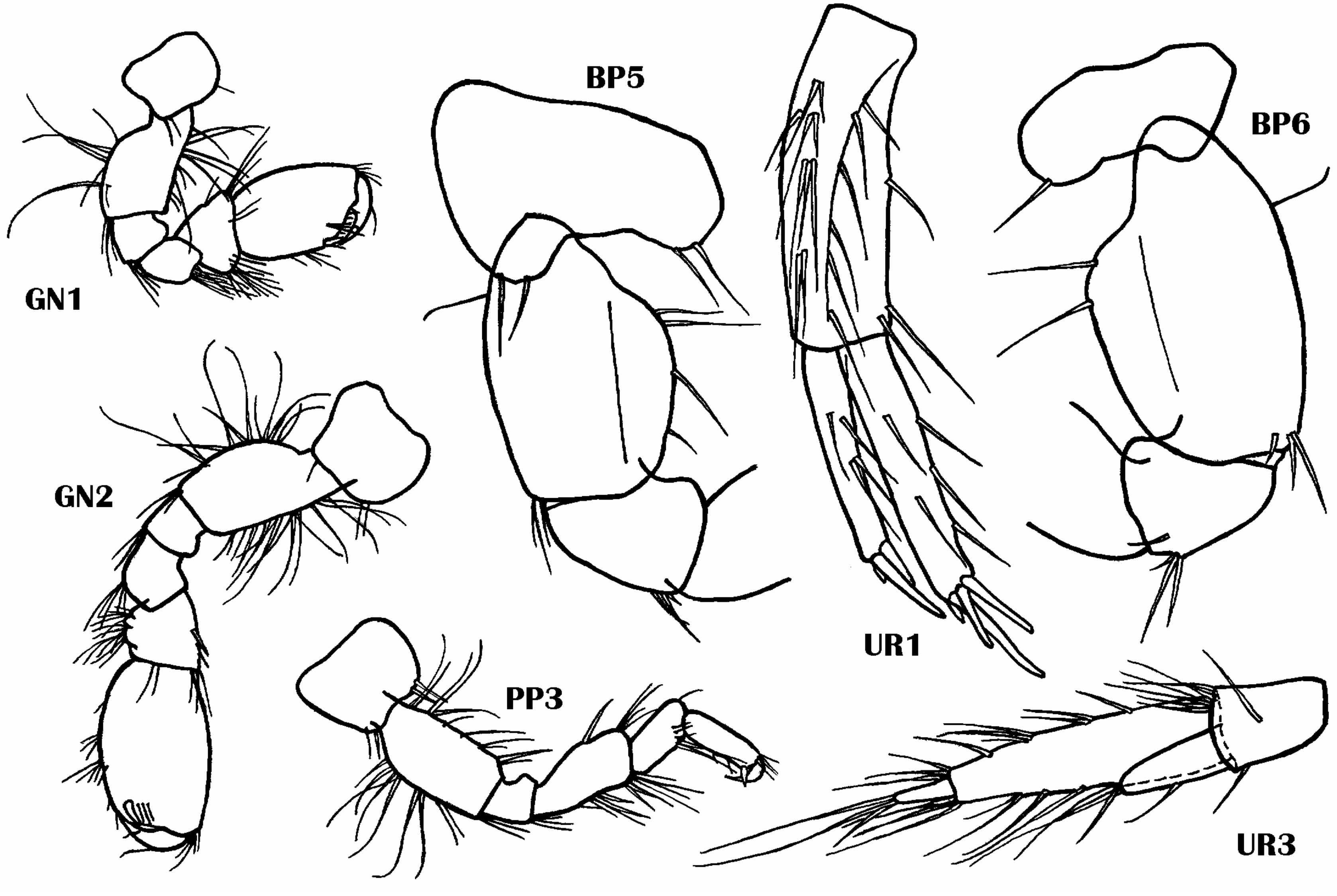


Рис. 71. *Pachyschesis bazikalovae*, ♂

В максилле 1 наружная пластинка с 7 нераздвоенными зубцами, несущими слабое оперение; внутренняя пластинка с 5 перистыми щетинками. Лопасти максилл 2 удлиненные и узкие. В максиллипедах коготок слабый, более чем в 1,5 раза короче последнего членика щупика.

Коксы небольшие, не прикрывают ни конечности, ни вздутый марсупиум; 1 пара меньше трех последующих, все четыре – с закругленными углами и вырезками по нижнему краю. Кокса 5 заметно крупнее, чем 6 и 7, ее передняя лопасть закругленная, спускается вниз.

Базиподиты гнатоподов и 1-2 переоподов широкие, с густыми щетинками, прикрывают марсупиум сбоку и компенсируют этим самым небольшую высоту кокс. Ладони гнатоподов 1 миндалевидные, короче головы; угол пальмарного края с одним шипом, коготь короткий. Ладони гнатоподов 2 в 1,5 раза длиннее и несколько шире таковых 1 пары, почти прямоугольные, также с коротким когтем и единственным шипом на пальмарном крае. Щетинки на нижнем крае ладоней обеих пар редкие.

Переоподы отогнуты в стороны, передние и задние пары направлены когтями друг к другу (смотреть сверху); таким образом, образуется мощный прикрепительный аппарат, несколько напоминающий таковой у амфипод – китовых вшей (Cyamidae); членики переоподов довольно длинные в сравнении со многими другими *Pachyschesis*; мероподиты несколько расширены; проподиты подклешневидные, несколько изогнуты и слегка сужены к дистальному концу; когти крепкие, сильно изогнутые. Базиподиты переоподов 5-7 неширокие, усажены длинными щетинками, их задний край книзу суживается и не образует лопасть ни в одной из пар.

Эпимеральные пластинки неширокие, с притупленными нижнезадними углами, усажены длинными и густыми щетинками, торчащими в стороны.

Уроподы 1 и 2 не укорочены, наружные ветви в них чуть короче внутренних; и стержни, и ветви усажены простыми щетинками; шипы имеются только на концах ветвей. Уроподы 3 с довольно стройными ветвями, наружная в 2-3 раза длиннее внутренней, обе усажены простыми щетинками. Наружная ветвь двучленистая, второй членик маленький, апикальные щетинки на нем короче длины ветви.

Тельсон рассечен почти до основания, ветви несут щетинки на концах и часто также по наружным краям.

Самец, помимо значительно меньших размеров (см. ниже), характеризуется стройным телом без явных вдавлений на сегментах мезосомы, сравнительно более длинными антеннами 1 (примерно в 2 раза короче тела), более длинными ладонями гнатоподов обеих пар (во 2 паре они равны по длине голове), более длинным вторым члеником наружной ветви уроподов 3. Ветви тельсона только с апикальными щетинками.

ЗАМЕЧАНИЯ. Г.С. Караман (Karaman, 1976) не располагал материалом по установленному им виду *P. bazikalovae* и использовал при этом только описание А.Я. Базикаловой (1945), данное ею для “*P. branchialis*”. То, что последний вид описан А.Я. Базикаловой неверно, замечено им со-

вершенно точно. Между тем, у А.Я, Базикаловой (1945) описание "*P. branchialis*" явно смешанное, сделано по экземплярам, принадлежащим к различным видам. Так, описание и рисунки головы, антенн, строения тела (а также, по-видимому, конечностей у самцов) принадлежат одному виду, за которым я оставляю название, данное Г.С. Караманом (*P. bazikalovae*), а переоподов и уроподов самки – явно другому (в частности, короткие базиподиты и карпоподиты переоподов *P. bazikalovae* совершенно не свойственны).

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ (по Тахтееву и Механиковой, 1993, с дополнениями). Хозяин этого вида – *G. cabanisii* (равно как и у *P. lamakini* и *P. sideljowae*). В отличие от последнего из названных пахисхезисов, *P. bazikalovae* локализуется в жаберной полости хозяина, как у самок, так и у самцов. Рачки цепляются за жаберные мешки с помощью когтей гнатоподов и всех пар переоподов. При этом жабры часто несут черные или темно-коричневые пятнышки на местах проколов, особенно по краю. Может наблюдаться их общее несильное потемнение.

Минимальная длина тела хозяина, у которого были отмечены *P. bazikalovae*, – 33 мм. Интенсивность инвазии – 1-2 экз. на особи хозяина, очень редко вместе встречаются три мелких рачка. Отмечены случаи совместного обитания двух половозрелых самок в одной особи *G. cabanisii* (явление, в целом не характерное для *Pachyschesis*). В среднем интенсивность инвазии составляет 1,3 рачка. Благодаря высокой численности вида-хозяина *P. bazikalovae* – одна из наиболее часто и обильно встречаемых форм пахисхезисов; плотность популяции *P. bazikalovae* в Селенгинском районе Байкала не была менее 20% (табл. 3); это существенно выше, чем у *P. acanthogammarii* – паразита другого доминантного нектобентического вида *Acanthogammarus grewingkii* (ср. табл. 5).

Таблица 3

Зараженность *G. cabanisii* паразитом *P. bazikalovae* в Селенгинском районе Байкала

Дата траления	Глубина, м	Число экз. паразита (a)	Число экз. хозяина (b)	Плотность популяции паразита N, %
22.11.1988	100-150	13	64	20
17.12.1988	200-230	181	702	26
18.12.1988	240-260	53	421	13
9.08.1989	100	9	5	180
13.10.1991	124-150	649	2400	27

Примечание. Экстенсивность инвазии не определяли, так как во время разбора улова часть паразитов покидала хозяев; при этом можно было подсчитать лишь общее их количество.

Окраска животных фиолетовая, у половозрелых самок густо-фиолетовая. Особенно интенсивно окрашены яичники, яйца и эмбрионы. В теле очень много крупных липидных включений, имеющих яркий, оранжево-красный цвет. Вследствие этого общая окраска рачка при рассмотре-

нии без оптики может выглядеть малиновой.

Хотя паразиты всего единственный раз были обнаружены в марсупиуме хозяина и лишь иногда – забравшимися под самые края оостегитов, тем не менее есть основания утверждать, что *P. bazikalovae* питается яйцами хозяина, как и другие пахисхезисы. Вскрытие кишечников показало, что практически у всех самцов и самок они заполнены оранжевой липидной массой; лишь иногда жир светлый и его немного. Только у двух самок кишечники были пустыми. У зараженных хозяев нередко наблюдается заметное уменьшение числа яиц. Любопытен тот факт, что сытые половозрелые самки пахисхезиса встречаются регулярно на самцах *G. cabanisii*. Следовательно, последние служат для расселения паразита (как и самцы *Acanthogammarus grewingkii*; см. далее), причем не только молодых, но и взрослых особей. Вероятно, последние регулярно меняют хозяина и поэтому не забираются глубоко в марсупиум. Плодовитость самок *G. caba-nisii* ниже, чем *A. grewingkii*, а размеры тела населяющих их видов *P. bazikalovae* и *P. acanthogammarii* у самок примерно одинаковы. Возможно, именно ограниченность пищевых ресурсов вынуждает самок *P. bazikalovae* кочевать с одного хозяина на другого.

Самцы *P. bazikalovae* в среднем значительно мельче самок, но нет размерного хиатуса (разрыва) между ними, как, например, у *P. acanthogammarii* и ряда других *Pachyschesis* (табл. 4). Самки, несущие оостегиты с щетинками, по размерам сравнимы с самцами. Пол определяется при размерах тела 6-7 мм. Минимальный размер яйценосных самок 8,0 мм. Максимальная длина 8,4 мм у самцов и 13,8 мм у самок. Количество самцов относится к количеству самок как 1:12[1]. Плодовитость растет с увеличением размеров тела самки, однако ее средние значения могут снижаться в некоторых интервалах (табл. 4). Дело в том, что часть яиц неизбежно теряется при фиксации рачков, разрушаясь или легко выпадая из марсупиумов. Это приводит к некоторому искажению показателей. Максимальная плодовитость –44 яйца – отмечена для самки длиной 11,7 мм. Размеры вынашиваемых яиц от 0,7х0,4 до 0,8х0,7 мм. Относительная плодовитость самок (в сыром весе) в основном находится в пределах 40-80%, достигая 92%. У многих особей, вынашивающих кладку, яичники сильно вздуты от новой порции яиц. Эти яйца лишь немного мельче находящихся в выводковой сумке и выскакивают в нее из гонад при легком сдавливании пинцетом тела рачка. Таким образом, идет непрерывное продуцирование яиц, несомненно служащее для увеличения суммарной плодовитости рачков.

В 1993 г. удалось наблюдать линьку самки *P. bazikalovae*, у ко-

[1] Возможно, это соотношение в действительности несколько ближе к нормальному, так как самцы подвижнее самок и потому могут теряться при тралении в большем числе.

торой в яичниках были сформированные яйца. Линька произошла после суточного содержания рачка в холодильнике. При этом его оостегиты оказались голыми, хотя у экзувия они были с щетинками.
По-видимому, щетинки вырастают очень быстро, и следовало бы ожидать скорой следующей откладки яиц рачком, поскольку нам ни разу не попадались половозрелые самки пахисхезисов с голыми оостегитами. По расчетам, период эмбриогенеза длится 70 суток, число пометов у одной самки равно пяти, а ее продолжительность жизни – более года.

Данный вид устойчив к нехватке кислорода и долго не погибает после подъема улова на палубу.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. *P. bazikalovae* найдены у *G. cabanisii cabanisii*, обитающих в Малом море, Баргузинском заливе, створе Чивыркуйского залива, на склонах Посольской и Сосновской банок, в Южном Байкале – напротив Бугульдейки, бухты Песчаной, острова Бакланий Камень, и особенно массово – на склоне авандельты Селенги. Глубина встречаемости – 100-1050 м. Ареал паразита охватывает лишь часть ареала хозяина. Перекрытие ареалов с видом *P. sideljowae*, обитающем на том же виде хозяина, незначительное. В частности, оно имеет место в северной части Малого моря и в Баргузинском заливе. Возможно, между этими двумя *Pachyschesis* имеет место межвидовой антагонизм. Взаимоотношения *P. bazikalovae* с *P. lamakini* остаются неясными; последний распространен практически по всему Байкалу. Но даже при этом не отмечено ни одного случая совместного заражения одного экземпляра хозяина двумя видами паразитов. В некоторых местообитаниях с массовой представленностью хозяина паразиты вообще отсутствовали, как, например, в выборке из 68 особей *G. cabanisii cabanisii*, собранной в Селенгинском районе (13.10.1991, напротив дер. Сухой, глубина 60-70 м). По-видимому, ни один из трех видов паразитов не свойственен таким относительно малым глубинам.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. О типовом материале в статье Г.С. Карамана содержится следующая запись: «Голотип: самка, изображенная на табл. 43, фиг. 1 в работе Базикаловой 1945 г.» (Karaman, 1976, с. 40). Типовое местонахождение (по понятной причине) не указано. Как сказано выше, А.Я. Базикалова явно делала зарисовки и описание с разных экземпляров, принадлежащих даже к различным видам. Определить, какие именно экземпляры использованы ею, совершенно не представляется возможным. В материалах А.Я. Базикаловой (ни в Лимнологическом, ни в Зоологическом институтах) я не отыскал ни постоянного препарата, ни отпрепарированного экземпляра, который был бы помечен как “*P. branchialis*” (sensu: Bazikalova). Во избежание дальнейшей путаницы очевидна необходимость в выделении неотипа, что я и делаю.

Неотип ♀ 11,5 мм: 13.10.1991, против Харауза, глуб. 124-150 м, ихтиологический трал; из жаберной полости *Garjajewia cabanisii* (Dyb.); НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев). Хранится в Зоологическом институте РАН.

***Pachyschesis acanthogammarii* Tachteew, sp. n.**
Рис. 72-75

Pachyschesis branchialis. Тахтеев, Механикова, 1993, с. 20-21.

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, сегменты мезосомы утолщенные,

Таблица 4

Соотношение между размерами, весом и плодовитостью у *Pachyschesis bazikalovae*

Показатели		Длина тела, мм							
		6 –	7 –	8 –	9 –	10 –	11 –	12 –	13-14
Самки с яйцами	Вес, мг	–	7,5	11,5	18,7±1,2	24,1±0,6	29,5±1,1	36,3±2,3	38,0±1,5
	Число яиц	–	9	12	16	14	21	23	18
	n	–	1	1	9	33	37	7	2
Самки с молодью	Вес, мг	–	–	–	–	22,1±1,8	27,8±1,8	33,2±1,5	41,5±2,0
	Количество молоди	–	–	–	–	12	8	16	6
	n	–	–	–	–	4	9	3	2
Самки с окаймленными щетинками оостегитами	Вес, мг	6,0	5,7±1,6	8,3±0,6	14,9±1,2	21,4±0,7	26,7±1,4	34,5±1,0	36,5
	n	1	3	3	9	26	13	2	1
Самцы	Вес, мг	3,9±0,1	5,9±0,3	8,5	–	–	–	–	–
	n	7	6	1	–	–	–	–	–

Примечание. В табл.4 и 6 средние значения числа яиц занижены вследствие утери и разрушения части яиц; n – число экз.

со слабыми краевыми вдавлениями, 1 и 2 сегменты метасомы с единичными короткими щетинками по заднему краю, 3 сегмент метасомы и все сегменты уросомы – с более густыми и длинными щетинками, направленны-

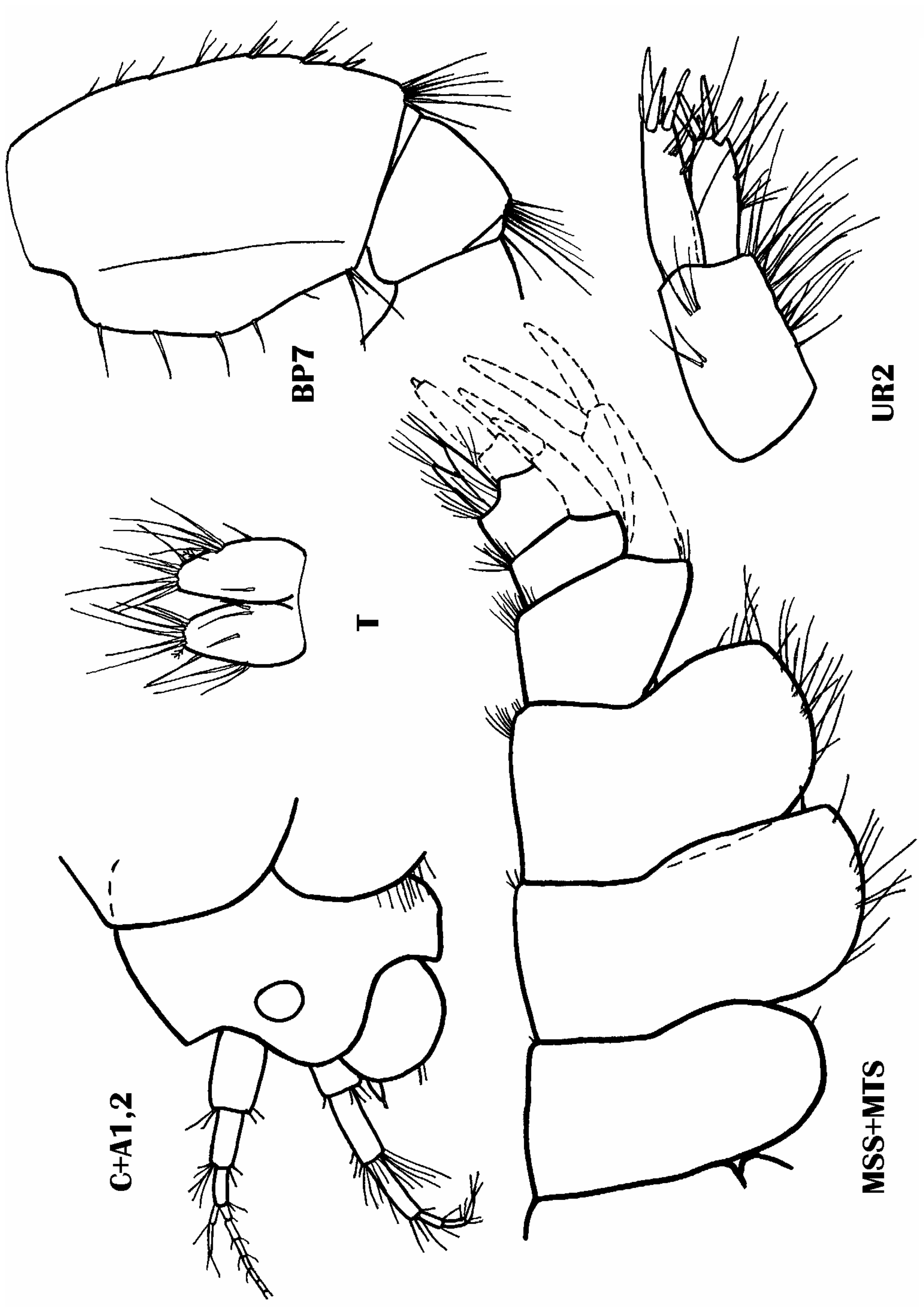


Рис. 72. *Pachyschesis acanthogammarii* sp. n., ♀

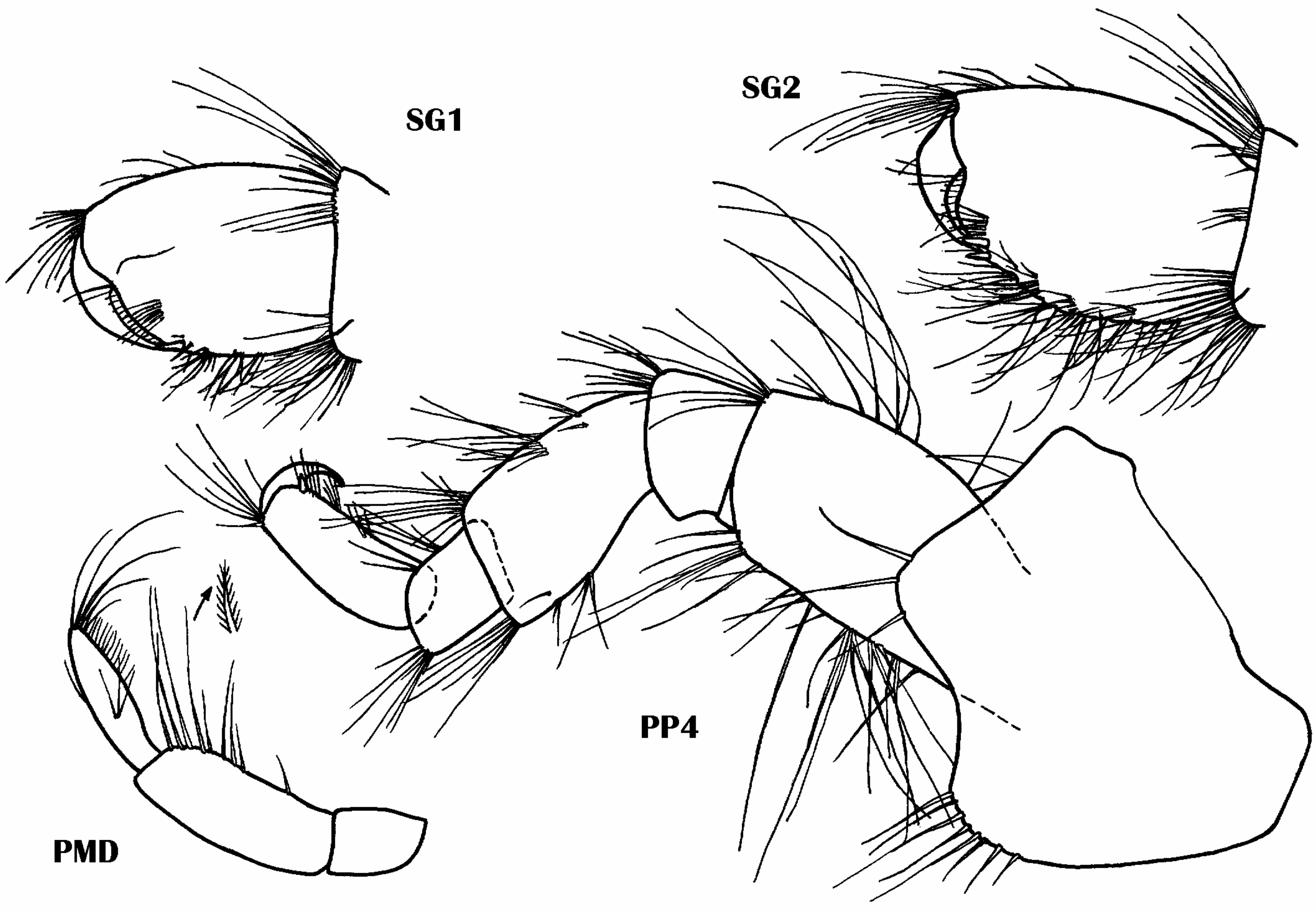


Рис. 73. *Pachyschesis acanthogammarii* sp. n., ♀

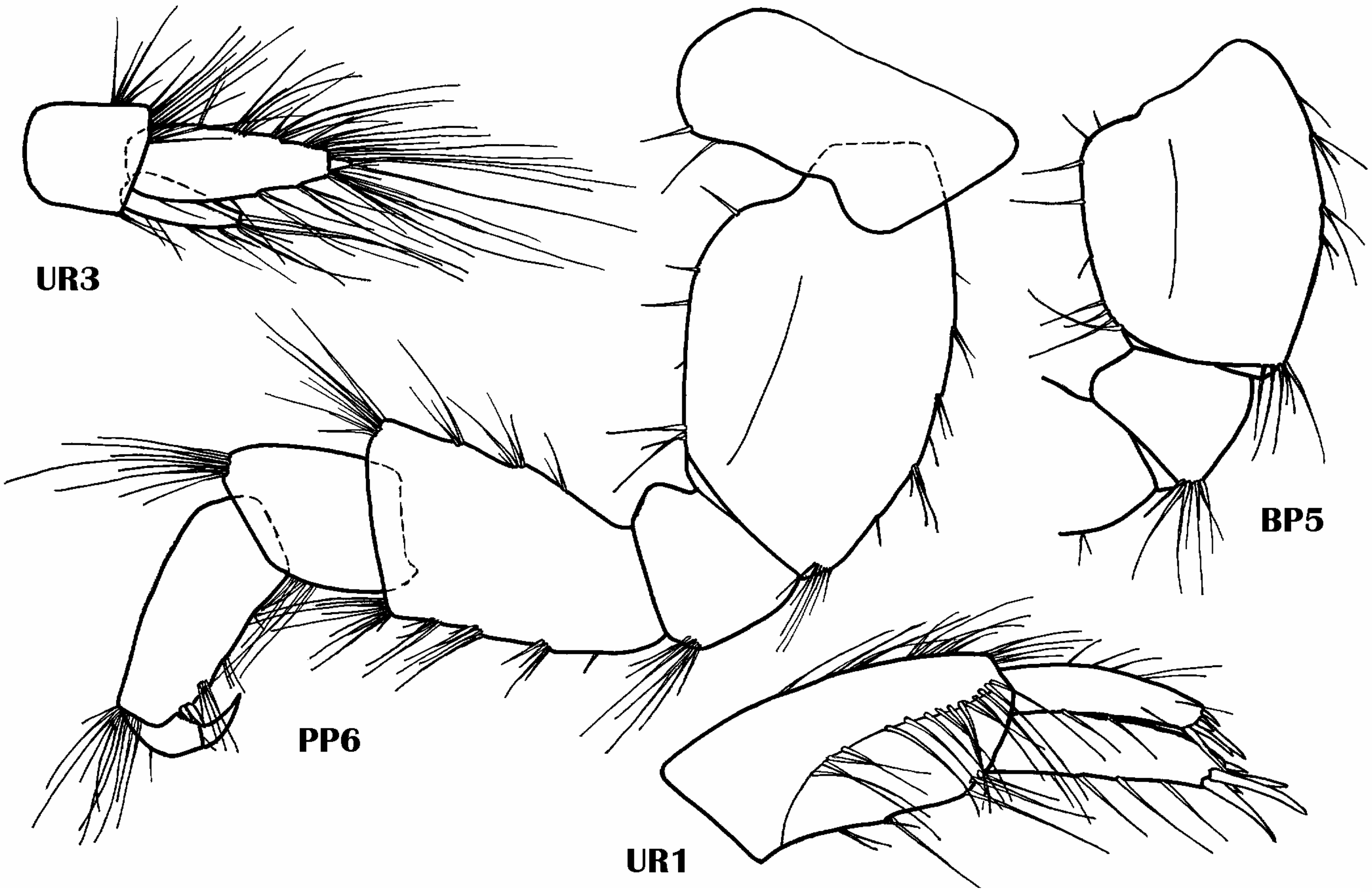


Рис. 74. *Pachyschesis acanthogammarii* sp. n., ♀

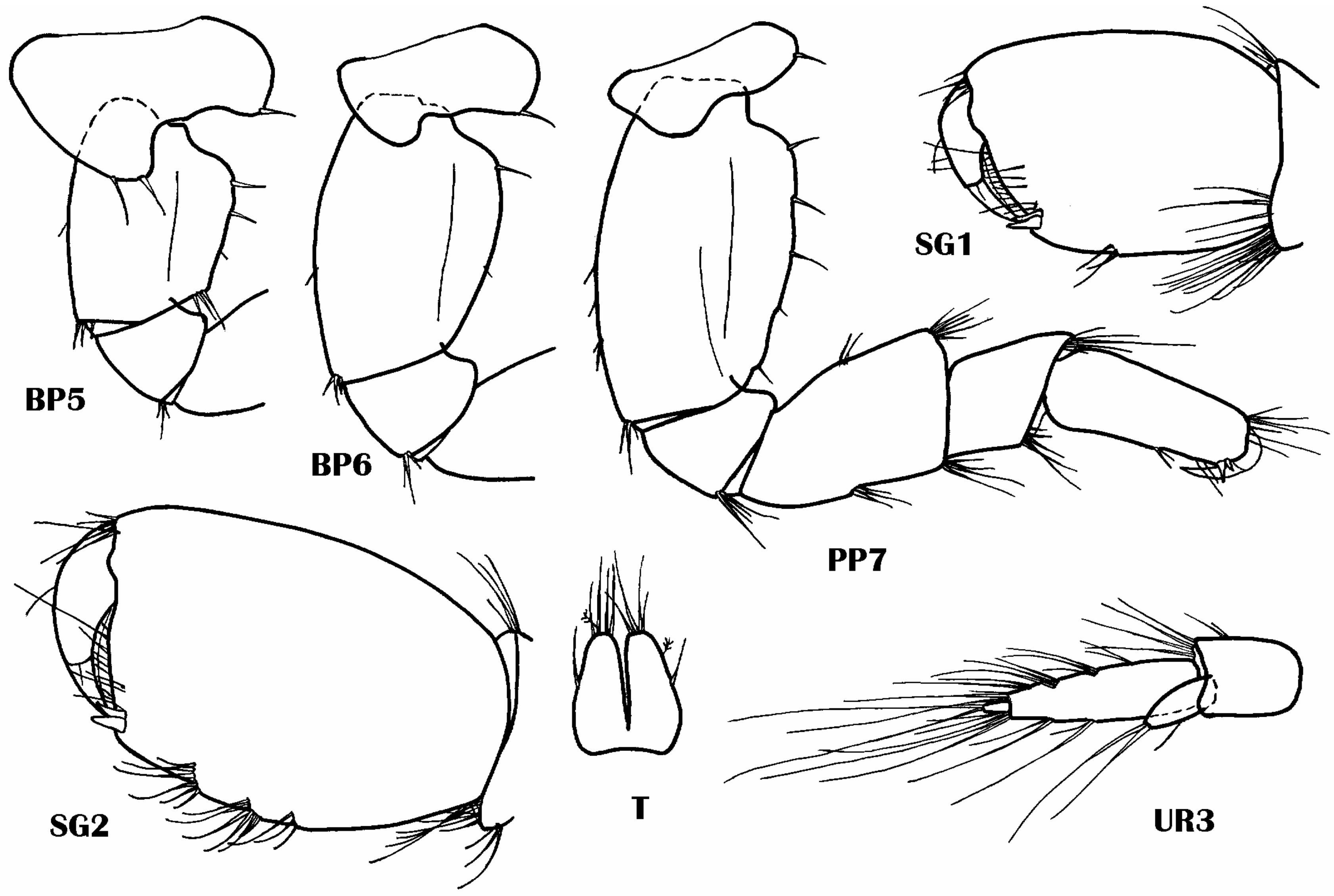


Рис. 75. *Pachyschesis acanthogammarii* sp. n., ♂

ми назад. Голова сверху выпуклая, покатая; рострум очень короткий, шлемовидный; межантеннальные лопасти плавно округленные, простираются вперед далее конца рострума. Глаза неправильно-округлые, иногда слегка удлиненные вертикально, красные у живых особей, у фиксированных – обычно обесцвеченные или слабо заметные; диаметр глаза равен диаметру базального членика стержня антенны 1 или чуть короче него.

Антенны короткие, 1 пара более чем в 4 раза короче тела и менее чем вдвое длиннее 2 пары; базальный членик стержня значительно короче головы, 2 членик чуть-чуть короче базального, 3-й немного короче 2-го, оба последовательно уменьшаются в толщину; 1 и 2 членики несут на дистальном конце сверху довольно длинные щетинки; в главном жгуте до 19 члеников, в придаточном 2-3. В антенне 2 базальный членик стержня очень сильно вздут; антеннальный конус достигает 1/3-2/3 длины 4-го членика, последний короткий, равной длины с 5-м члеником; в жгуте 3-4 членика.

Ротовые органы обычного для рода строения. Концевой членик пальпуса мандибулы ланцетовидный, щетка со сравнительно многочисленными щетинками. Пальпус максиллы 1 с двумя шипиками на вершине, концы которых достигают одного уровня с концами игл на наружной пластинке; последних 7 штук; внутренняя пластинка узко-овальная, с 5 перистыми щетинками.

Коксальные пластинки короткие и широкие, так что нижняя часть вздутого марсупиума прикрыта по сторонам широкими базиподитами первых пар конечностей и густыми щетинками по краям базиподитов. Передний край коксы 1 короче заднего, нижний край прямой или слегка выемчатый, нижне-передний угол тупой, скошенный, нижне-задний – почти прямой. Коксы 2 устроены сходно, но значительно крупнее; в 3 и 4 парах нижний край всегда с выемкой. Кокса 5 по высоте примерно равна базиподиту, более высокая в передней половине, где образует спускающуюся вниз, плавно округленную лопасть. Коксы 6 и 7 значительно короче 5, с плавно округленными углами. Все коксальные пластинки несут щетинки на нижних углах, середина нижнего края всегда голая.

Гнатоподы 2 пары значительно длиннее 1 пары, обе с очень широкими плоскими базиподитами, несущими длинные и густые щетинки по краям; исхио-, меро- и карподиты также расширенные, с пучками густых щетинок; ладони овальные в обеих парах, с короткими когтями; пальмарный край выпуклый, с парой граничных шипов; ладони 2 пары крупнее, чем 1, по нижнему краю несут ряд пучков очень густых щетинок.

Переоподы 3 длиннее 4, базиподиты в обеих парах устроены так же, как в гнатоподах; меро- и карподиты расширены (длина мероподита вдвое превышает максимальную ширину), несут пучки густых щетинок; проподиты цилиндрические, слегка изогнутые, подклешневидного типа (имеются граничные шипы); когти короткие, крепкие, сильно изогнутые. Переоподы 5-7 последовательно увеличиваются в размерах, образуют прикрепительный аппарат. Базиподиты 5 и 6 слабо суживаются книзу, в 7 паре наиболее широкие в средней части; задние края во всех трех парах с ред-

ками, но не короткими щетинками. Прочие членики устроены так же, как в 3-4 парах.

Эпимеральные пластинки 1 пары короткие, округленные; 2 и 3 пары с тупыми нижне-задними углами, по нижнему краю несут негустые пучки щетинок, направленных назад и несколько в сторону.

Уроподы 1 и 2 простираются назад до одного уровня, их стержни широкие, снабжены простыми щетинками, особенно густыми по наружному краю. Наружные ветви немного короче внутренних; обе ветви несут по группе апикальных шипов и простые щетинки по обеим сторонам. В уроподах 3 наружная ветвь в 1,5-2 раза длиннее внутренней, с коротким и тонким вторым члеником; обе ветви вооружены простыми щетинками, из которых наиболее густые и длинные – апикальные, достигающие длины наружной ветви.

Тельсон рассечен до основания, ветви его овальные, с густыми щетинками на концах, по наружным краям и сверху.

Длина тела до 15 мм.

Самец карликовый (до 6,5 мм), отличается более стройным телом, относительно более длинными антеннами (1 пара только в 2,5 раза короче тела), заметно более крупными ладонями гнатоподов (длина 2 пары превышает длину головы), несущими к тому же малое количество щетинок. Базиподиты переоподов 6 и 7 более стройные, чем у самки. В уроподах 3 наружная ветвь в 2,5-3 раза длиннее внутренней. Все придатки тела несут значительно меньшее количество щетинок.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. От *P. branchialis* отличается иной формой и расцветкой глаз (у *P. branchialis* они почковидные, темные, в спирте не выцветают), формой ладоней гнатоподов (овальные у *P. acanthogammarii*, со скошенным пальмарным краем у *P. branchialis*), коксальных пластинок 1-4 (у *P. branchialis* они более высокие, с выпуклым нижним краем), проподитов переоподов (у *P. branchialis* они заметно шире в проксимальной части, чем в дистальной, у *P. acanthogammarii* – почти равной ширины на всем протяжении), иным расположением щетинок на эпимеральных пластинках и др. *P. bazikalovae* отличается от *P. acanthogammarii* прежде всего значительно большей длиной антенн (и их стержней), еще более мелким размером глаз (видно у живых особей), более стройными переоподами и др.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ (по Тахтееву и Механиковой, 1993, с дополнениями). Хозяин этого рачка *Acanthogammarus grewingkii* – один из наиболее массовых видов в уловах крупноячеистым тралом на глубинах от 100 до 1000 м и более. Встречается он, по нашим данным, практически во всех районах Байкала. В северной части озера, например, от 6 до 51% веса улова приходится на его долю. Особенно многочислен он на склоне авандельты р. Селенги, где составляет 6-60% от общего числа амфипод в трале и около 2/3 веса всего улова (Тахтеев, Механикова, 1996). По данным А.Я. Базикаловой, *A. grewingkii* размножается круглый год, хотя наиболее интенсивно – в зимний период. Его плодовитость по сравнению с другими

амфиподами очень высока: от 1223 до 1878 яиц на самку. Примерное соотношение полов 1:1, или самцов немного больше (Базикалова, 1954б).

P. acanthogammarii локализуется в марсупиумах самок, глубоко под оостегитами. Рачки цепляются за оостегиты хозяина с помощью когтей гнатоподов и переоподов. Встречаются они и у неяйценосных самок, несущих как оостегиты без щетинок, так и окаймленные щетинками. Интересно то, что молодые особи паразита обнаруживаются также в жаберной полости и у основания плеоподов хозяина, в том числе и у самцов.

Установлено, что минимальная длина тела хозяев, заражаемых рачками, – 43 мм. Это самки с еще формирующимися оостегитами, в то время как минимальные размеры яйценосных самок *A. grewingkii*, по данным А.Я. Базикаловой (1954б), – 48,7 мм. Пахисхезисы встречаются по 1-2 экз. на особи хозяина, реже по три, в одном случае их было четыре и даже пять, причем яйценосных самок паразита не бывает больше одной, остальные – самцы, неполовозрелые самки или особи с недифференцированным полом.

P. acanthogammarii составляет в основном 3-9% от численности потенциальных хозяев (табл. 5). Цифры зависят от соотношения полов хозяина в конкретном улове. Так, в трале 7.10.1991 доля самок была относительно большей, соответственно выше и зараженность паразитом.

Таблица 5

Зараженность *A. grewingkii* паразитом *P. acanthogammarii* в различных районах Байкала

Район	Дата траления	Глубина, м	Число экз. паразита (a)	Число экз. хозяина (b)	Экстенсивность заражения, %	Плотность популяции паразита N, %
Селенгинский	17.12.1988	200-230	17	666	?	3
Селенгинский	18.12.1988	240-260	17	1352	?	1
Селенгинский	13.10.1991	124-150	2	30	7	7
У входа в Чивыркуйский залив	25.09.1991	830	20	213	6	9
У входа в Чивыркуйский залив	7.10.1991	825	31	87	17	36
Напротив Томпы	8.10.1991	810-775	11	135	6	8
Напротив Фролихи	11.10.1991	490-475	2	34	3	6

Окраска тела *P. acanthogammarii* слабо-фиолетовая, у молодых особей почти белая, у взрослых самок более интенсивная. Покровы тела бесцветны, окрашены же гемолимфа и особенно яйца и яичники.

Паразитический характер связи с хозяином определяется прежде всего питанием его яйцами. У живого рачка в кишечнике просматривается оранжевая липидная масса. По яркости она коррелирует с таковой яиц хозяина в зависимости от стадии их развития. У большинства вскрытых самцов и самок кишечник в разной степени заполнен оранжевым или светлым жиром, без каких-либо видимых форменных элементов. У 27% самок и 7%

самцов в выборке (из разных сборов) кишечники были пустые. Пустой кишечник мы наблюдали и у мелких молодых особей. Однако рачки с заполненным кишечником отмечались и на самках без яиц, с лишенными щетинок или слабо развитыми оостегитами. У молодых особей, обнаруженных на самцах хозяина, кишечник либо неокрашенный, либо оранжевый, что свидетельствует о питании рачков яйцами на других экземплярах (самках). Самцы *A. grewingkii* служат для расселения молоди паразита.

Экскременты пахисхезиса представлены массой с оранжевыми липидными каплями, заключенной в перитрофическую мембрану. Их можно обнаружить в виде липидосодержащих комочков в выводковой сумке хозяина. Усвоенные же липиды отлагаются в теле паразита в виде многочисленных бесцветных жировых капелек, располагающихся сплошным слоем от кишечника до уровня верхнего края сердца (прижизненные наблюдения).

Число яиц в марсупиуме хозяина при наличии паразита мало, иногда менее 10. Отмечены темные пятна на оостегитах зараженных особей, почернение и облом щетинок. Вероятно, эти изменения вызваны жизнедеятельностью паразита.

За период роста самки *P. acanthogammarii* увеличивают свой вес в 30 раз, самцы – только в 4 раза (табл. 6). Максимальная длина тела самок составляет 15,0, самцов 6,5 мм. Минимальный размер яйценосных самок 8,8 мм. Минимальный размер самок с признаками пола 4,5 мм, самцов – 3,4 мм. Численность самцов и самок соотносится как 1:2,3. В выборке 19% экземпляров имели длину 3-5 мм (т.е. сопоставимую с таковой самцов), но не несли ни половых папилл, ни зачатков оостегитов. По-видимому, это особи с недифференцированным полом. Плодовитость самок возрастает с увеличением размера тела (табл. 6), максимальное ее значение – 112 яиц у особи длиной 13,2 мм. Размер яиц 0,8х0,6 мм. Относительная плодовитость самок в сыром весе (отношение веса кладки к весу самки без яиц) в основном колеблется в пределах 50-90%, достигая 128%. Расчетная продолжительность эмбриогенеза по формулам Н.Н. Хмелёвой (1988) составляет 70 суток, а число пометов у одной самки – 5. Следовательно, общая продолжительность ее жизни превышает год.

Интересной биологической особенностью *P. acanthogammarii* является повышенная живучесть, выражающаяся прежде всего в устойчивости к дефициту кислорода и к резкому понижению давления. Эти рачки до полусуток оставались живыми в чашке Петри, тогда как большинство глубоководных байкальских амфипод погибает сразу после подъема на палубу или вскоре после этого.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Бокоплавы, зараженные *P. acanthogammarii*, встречены нами в Селенгинском районе Байкала (склон авандельты Селенги), напротив бухты Песчаной и села Бугульдейка, в Баргузинском заливе; в Северном Байкале – от входа в Чивыркуйский залив до губы Фролихи, на глубинах 100-980 м.

Таблица 6

Соотношение между размерами, весом и плодовитостью у *Pachyschesis acanthogammarii*

Показатели		Длина тела, мм											
		3 –	4 –	5 –	6 –	7 –	8 –	9 –	10 –	11 –	12 –	13 –	14 –
Самки с яйцами	Вес, мг	–	–	–	–	–	15,5	–	22,9±2,7	31,4±1,4	32,8±3,1	42,5±2,0	56,5±1,5
	Число яиц	–	–	–	–	–	31	–	46	64	55	54	110
	n	–	–	–	–	–	1	–	7	11	3	6	2
Самки с молодью	Вес, мг	–	–	–	–	–	–	18,5	–	31,0	32,0	–	–
	Количество молоди	–	–	–	–	–	–	16	–	31	42	–	–
	n	–	–	–	–	–	–	1	–	1	1	–	–
Самки с окаймленными щетинками оостегитами	Вес, мг	–	–	–	–	–	–	16,3±0,8	20,3±1,0	23,8±2,3	–	–	–
	n	–	–	–	–	–	–	2	3	2	–	–	–
Самки с оостегитами без щетинок	Вес, мг	–	1,8±0,3	2,5±0,5	2,5	5,9±0,2	10,8±1,4	13,0±1,5	18,2±0,6	–	–	–	–
	n	–	2	4	1	4	5	2	5	–	–	–	–
Самцы	Вес, мг	0,8±0,2	1,0±0,1	2,0±0,2	3,3±0,7	–	–	–	–	–	–	–	–
	n	4	14	6	3	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Учитывали только особей с дифференцированным полом.

ЭТИМОЛОГИЯ. Название происходит от родового названия хозяина (*Acanthogammarus grewingkii*).

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 14,5 мм: 4.09.1993, профиль Зама – Хобой, глуб. 250 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 61 экз. (60 ♀♀, 1 ♂) – из того же сбора; 46 экз. 9.08.1984, Баргузинский залив, глуб. 250-260 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 15 экз. – 24.05.1992, Селенгинский район, глуб. 130-145 м, ихтиотрал, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 4 экз. (2 ♂♂, 2 ♀♀) – 22.11.1988, профиль Харауз – Красный Яр, глуб. 100-150 м, ихтиотрал, НИС «Верещагин» (Т.Я. Ситникова).

Pachyschesis karabanowi **Tachteew, sp. n.**

Рис. 76-78

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, в передней части толстое. Сегменты метасомы с единичными щетинками по заднему краю; на сегментах уросомы щетинки более многочисленные и длинные, направлены назад. Дорсальная поверхность головы значительно и равномерно выпуклая, рострум шлемовидный, очень короткий (его длина менее ½ диаметра базального членика стержня антенны 1). Межантеннальные лопасти плавно округленные, недлинные, однако простираются вперед несколько дальше рострума. Глаза округлые или овальные, у фиксированных особей слабо заметные или обесцвеченные, размер их значительно варьирует (меньше или крупнее диаметра базального членика стержня антенны 1).

Антенны 1 в 4 раза и более короче тела и вдвое длиннее антенн 2, их базальный членик короткий, вдвое короче головы, второй членик стержня немного короче базального, третий на треть короче второго; в главном жгуте до 13 члеников, придаточный жгутик двучленистый (второй членик короткий). В антенне 2 антеннальный конус простирается вперед не далее 1/3 длины 4 членика стержня, 4 и 5 членики равной длины, в жгуте 2-3 членика.

Мандибулы слабые; концевой членик пальпуса короткий, притупленно-ланцетовидный, щетка занимает чуть менее половины его длины и состоит из длинных щетинок (их длина почти равна ширине самого членика). В максилле 1 концевой членик пальпуса узкий, с апикальными щетинками; наружная пластинка с 6 неразветвленными иглами, внутренняя с 4 перистыми щетинками. В максиллах 2 наружная пластинка с «султанчиком» длинных апикальных щетинок, на внутренней диагональный ряд включает всего 2 щетинки и сдвинут к внутреннему краю. В максиллипедах коготок равен 2/3 длины последнего членика щупика, внутренняя пластинка с 4 слабыми шипиками на дистальном конце.

Гнатоподы с короткими и широкими базиподитами, снабженными длинными и густыми щетинками по краям; ладони 1 пары миндалевидные, небольшие, их пальмарный край выпуклый, с парой слабых граничных шипов; нижний край с 3 группами коротких и негустых щетинок. Ладони гнатоподов 2 немного крупнее и несколько более удлиненные, чем в 1 па-

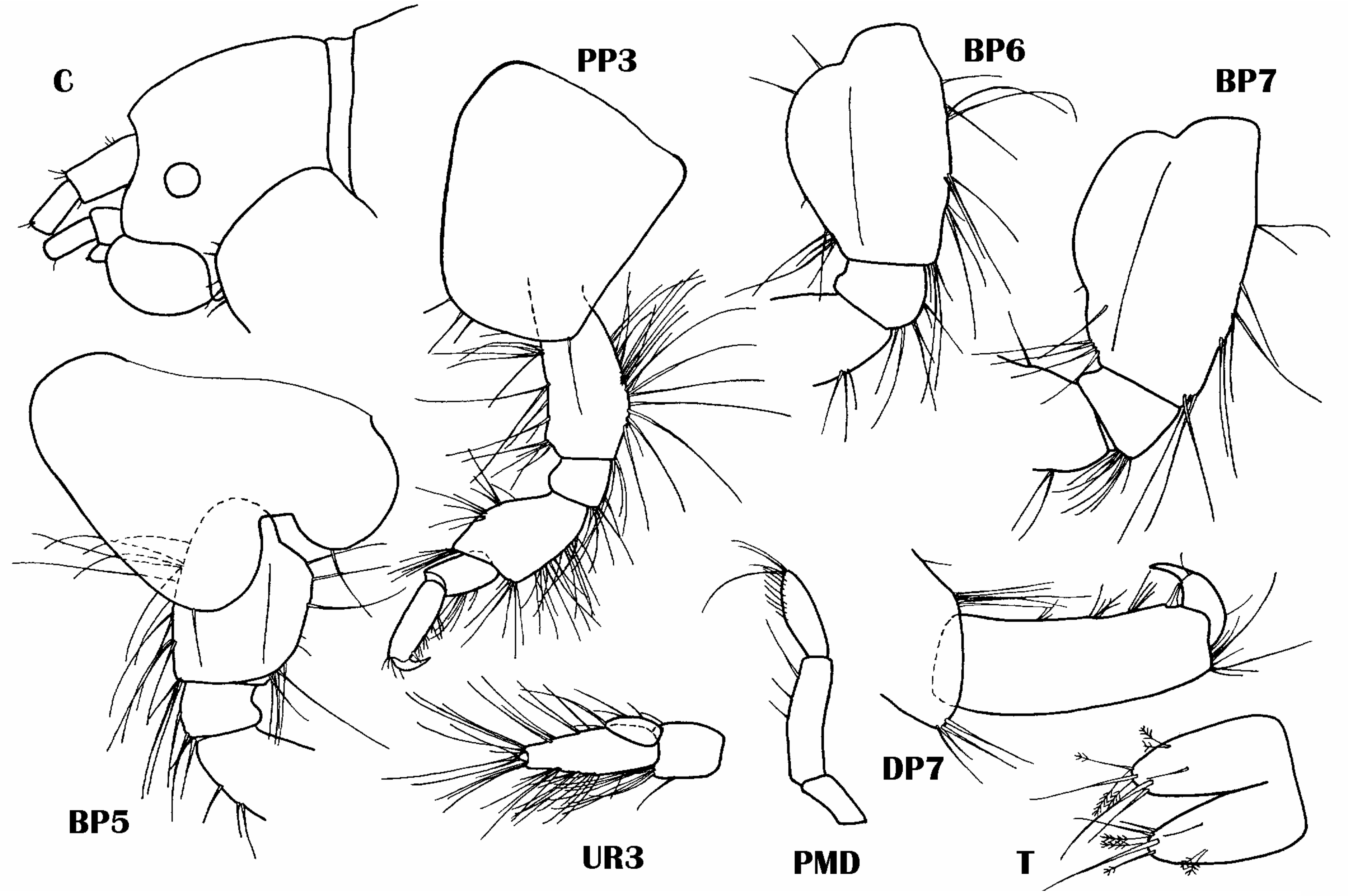


Рис. 76. *Pachyschesis karabanowi* sp. n., ♀

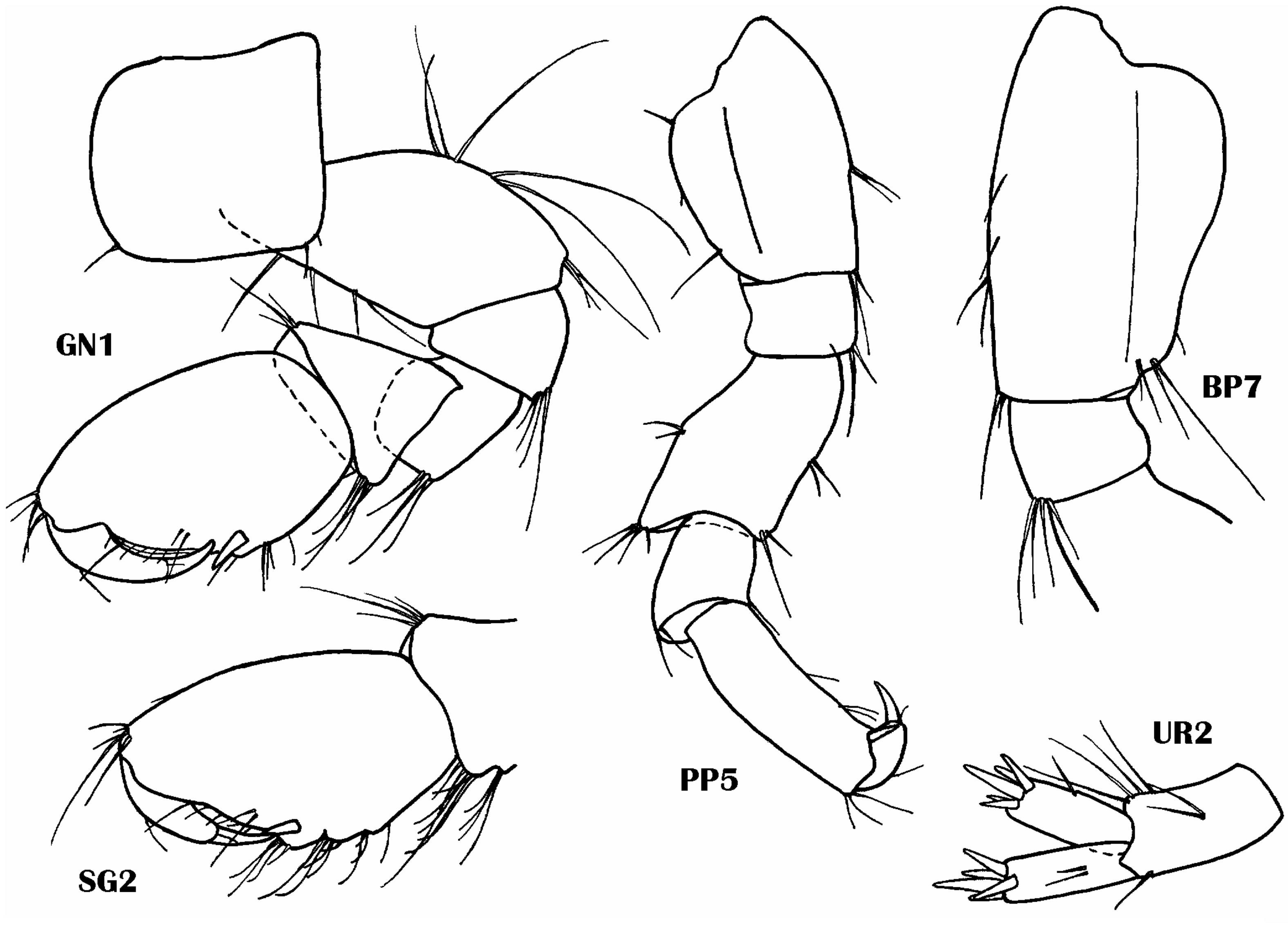


Рис. 77. *Pachyschesis karabanowi* sp. n., ♂

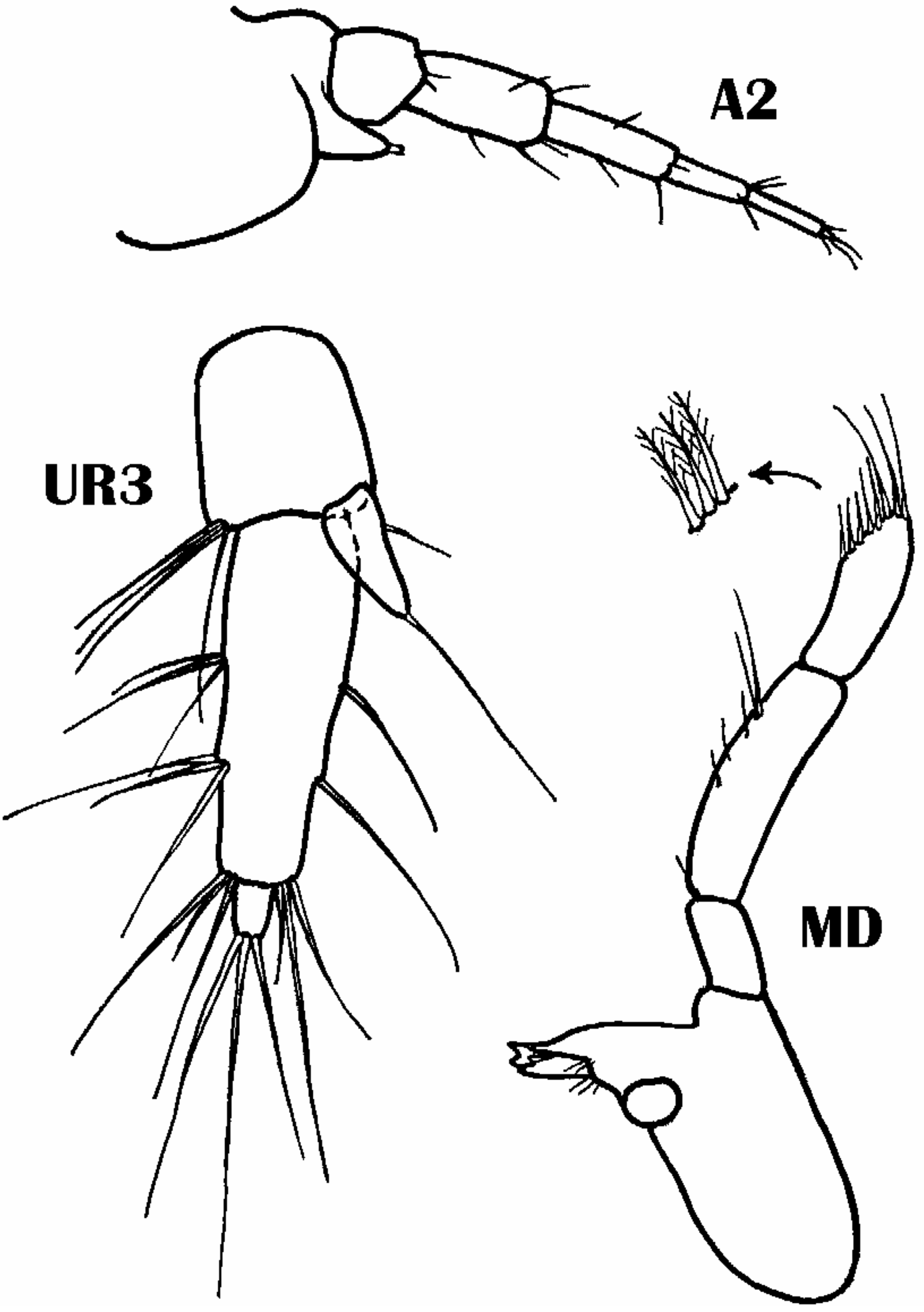


Рис. 78. *Pachyschesis karabanowi* sp. n., ♂

ре; пальмарный край также выпуклый, с 2 граничными шипами; нижний край с 3-4 группами более длинных и густых щетинок.

Коксальные пластинки 1-4 крупные (особенно в 3 и 4 парах), их передние края скошены, нижние прямые или слегка выпуклые (но не вырезанные), углы плавно закругленные, с группами щетинок. Кокса 1 отчасти

прикрывает сбоку голову. Кокса 5 двулопастная, со скошенным передним краем, передняя лопасть по высоте превышает базиподит; коксы 6 и 7 невысокие, их нижне-задние углы с 1-2 щетинками.

Переоподы 3 несколько длиннее, чем 4; и те, и другие с длинными густыми щетинками; базиподиты умеренно широкие, изогнутые; мероподиты расширенные (длина менее чем вдвое больше максимальной ширины), наиболее широкие в средней части, передний край выпуклый, кончается свисающим вниз углом, задний край почти прямой в дистальных 2/3; карподиты вдвое у́же и почти вдвое короче мероподитов, их длина в 1,5 раза превышает ширину; проподиты подклешневидные, с хорошо заметными граничными шипами, слабо изогнутые, одинаковой ширины на всем протяжении, длина втрое превышает ширину; когти короткие, крепкие, сильно изогнутые. Переоподы 5-7 последовательно увеличиваются в длину. Базиподиты 5 пары короткие (длина в 1,5 раза превышает ширину), их задний край книзу немного суживается, несет малочисленные, но длинные щетинки. В 6-7 парах задний край широкий в проксимальной части и значительно суживается в дистальной, в 6 паре несет щетинки только в самом верху и на нижне-заднем углу, в 7 паре – только на последнем; передний край во всех трех парах с длинными щетинками. Мероподиты расширены в дистальных 2/3, их задние углы оттянуты книзу. Прочие членики устроены в целом как в 3-4 парах.

Эпимеральные пластинки с почти прямыми или слегка притупленными нижне-задними углами; во 2 и 3 парах вдоль нижнего края на боковой стороне сидят пучки длинных и густых щетинок, направленных назад и в стороны.

Уроподы 1 и 2 простираются назад до середины 3 пары, наружные ветви в обеих парах немного короче внутренних; в 1 паре ветви короче стержня, во 2 примерно равны ему по длине; стержни несут пучки длинных простых щетинок, особенно густых по наружному краю; ветви также с длинными простыми щетинками и группой апикальных шипов каждая. В уроподах 3 наружная ветвь слегка изогнута дорсовентрально, в 2,2-3,0 раза длиннее внутренней, двучленистая; ее второй членик очень короткий, бугорковидный – у взрослых самок, длинный и тонкий – у подрастающих; обе ветви с длинными простыми щетинками.

Тельсон рассечен не менее чем до середины, ветви несут по группе апикальных щетинок.

Длина тела до 12,5 мм.

Самец мелкий (вероятно, карликовый по формальному критерию – наличию размерного хиатуса между самцом и самкой). Голова с коротким шлемовидным рострумом. Глаза округлые, примерно равны диаметру базального членика стержня антенны 1, у фиксированных экземпляров обычно обесцвеченные, едва заметные. Антенны 1 примерно втрое короче тела и вдвое длиннее антенн 2; антеннальный конус достигает 1/3 длины 4 членика стержня антенны 2. Концевой членик пальпуса мандибулы с еще более короткой щеткой, чем у самки, щетинки в щетке длинные. Внутрен-

няя пластинка максиллы 1 с двумя щетинками. Коксальные пластинки 1-4 четырехугольные, менее развиты, чем у самки. Базиподиты 6-7 пар переоподов с голым задним краем. В уроподах 3 наружная ветвь в 3,5-5 раз длиннее внутренней, с более-менее длинным вторым члеником. Все придатки тела со значительно меньшим количеством щетинок.

Длина тела до 6,0 мм.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. Близок к *P. acanthogammarii*. Отличается от него отсутствием вырезок на нижнем крае 3 и 4 коксальных пластинок; более коротким и тупым антеннальным конусом; почти голым задним краем базиподитов 6 и 7 переоподов (у *P. acanthogammarii* он с рядом редких, но сидящих по всей длине щетинок).

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Данный вид населяет выводковые камеры глубоководных особей *Acanthogammarus reichertii* (Dyb., 1874). Хозяин – эврибатный вид с длиной тела до 30-32 мм (Базикалова, 1945), образующий в Селенгинском районе массовые скопления уже на глубинах 40-50 м, но также многочисленный и на глубине 1050 м в районе острова Бакланий Камень (Тахтеев, Механикова, 1996). По непонятным причинам паразит населяет только глубоководных особей хозяина, обитающих на глубинах не менее 300 м, и совершенно не встречен выше этой отметки – ни в массовых приселенгинских скоплениях *A. reichertii*, ни в локальных разобщенных популяциях этого вида на Северном Байкале (в створе Чивыркуйского залива, напротив бухты Фролиха). Вероятно, и в местах обитания плотность популяций паразита невелика; так, в упомянутом сборе у Бакланьего Камня при просмотре 46 экз. хозяина обнаружены только 4 экз. паразита. На двух самках хозяина были обнаружены в паре самец и неполовозрелая самка с оостегитами без щетинок. Длина тела этих самок составляла 6,5-6,7 мм.

Выходящая из марсупиума молодь паразита имеет длину тела 2,2-2,7 мм. У самцов признаки пола проявляются при длине 2,8 мм; по-видимому, их пол определяется уже после первой линьки. Самки с мохнатыми оостегитами отмечены при длине тела 10,0-12,5 мм (возможно, минимальный их размер может быть и несколько меньшим).

Обитание паразита только на глубоководных особях хозяина наводит на мысль, что его колонизация происходит не «сверху вниз», а «снизу вверх», и что этот вид совсем недавно произошел на больших глубинах Южного Байкала (возможно, от *P. acanthogammarii* путем смены хозяина) и не связан с хозяином процессом коэволюции. Иными словами, эволюционные пути *Acanthogammarus grewingkii* и *A. reichertii* разошлись раньше, чем у их паразитов *P. acanthogammarii* и *P. karabanowi*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южный Байкал (Листвянка, напротив Бакланьего Камня); на части этикеток в материале А.Я. Базикаловой местонахождение указано неразборчиво; предположительно, они также относятся к Южному Байкалу. Глубина 300-1050 м.

ЭТИМОЛОГИЯ. Вид назван в честь геоморфолога и литолога, специалиста по донным отложениям Байкала Евгения Борисовича Карабанова.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 12,5 мм: 20.09.1947, Лиственичное, глуб. 300-500 м, трал (из материала А.Я. Базикаловой). Хранится в Лимнологическом институте СО РАН.

Паратипы: 4 экз. (2 ♀♀ с молодью, 2 ♂♂) – 19.08.1949, Байкал (место сбора неразборчиво), глуб. 300 м (из материала А.Я. Базикаловой); 2 экз. (♀ с молодью, ♂) – 20.11.1947, Байкал (место сбора не указано), глуб. 300-500 м (из материала А.Я. Базикаловой); 4 экз. (2 ♀♀, 2 ♂♂) – 13.08.1994, напротив Бакланьего Камня, глуб. 1050 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев).

***Pachyschesis inquilinus* Tachteew, sp. n.**

Рис. 79-83

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело гладкое, расширенное в средней части; сегменты выпуклые, четко отграниченные друг от друга, 1 сегмент мезосомы часто вздут и значительно приподнят над головой. Сегменты уросомы с рядом щетинок по заднему краю, сидящих наклонно.

Голова низко сидящая, сверху лишь слабо выпуклая в передней части; рострум равен ½ диаметра базального членика антенны 1, высокий, приподнятый над стержнями антенн 1; межантеннальные лопасти умеренно широкие, округленные, простираются вперед до одного уровня с рострумом. Глаза очень мелкие, точечные, белые у живых особей и совершенно незаметные у фиксированных. Антенны 1 в 2,5 раза короче тела и вдвое длиннее антенн 2, их стержни немного короче стержней антенн 2; членики стержня последовательно уменьшаются в длину и в диаметре, базальный членик короче головы; в главном жгуте 13-18 члеников, в придаточном – 3. В антеннах 2 антеннальный конус вдвое или менее чем вдвое длиннее 3 членика стержня (иногда почти равен ему по длине), 5 членик тоньше и короче 4, оба с единичными длинными щетинками; в жгуте 4-5 члеников.

Мандибулы слабые; пальпус с ланцетовидным концевым члеником, несущим на боковой поверхности 1-2 щетинки. Максиллы также слабые, в 1 паре наружная пластинка с простыми иглами, внутренняя с 4 перистыми щетинками. Косой ряд на внутренней пластинке максиллы 2 включает 3 щетинки. В максиллипедах наружная пластинка достигает середины 3 членика пальпуса, внутренняя – середины наружной, коготок короче последнего членика пальпуса.

Гнатоподы с длинными, довольно густыми щетинками, их базиподиты широкие, наиболее расширенные с средней части; ладони почти овальные, во 2 паре немного длиннее, чем в 1; когти короткие, изогнутые. Коксальные пластинки с многочисленными длинными щетинками по краю, небольшие, особенно в 1 паре; нижне-передний угол в 1-4 парах скошен, 6 и 7 пары развиты слабо. Жабры длинные и узкие. Оостегиты широкие на 2 и 3 сегментах (особенно на 2), узкие на 4 и 5.

Переоподы 3-4 с широкими builder- и мероподитами; в 3 паре базиподиты одинаковой величины с таковыми гнатоподов 2; проподиты слабо изогнутые, суживающиеся дистально; когти крепкие, изогнутые. Базиподиты переоподов 5-7 короткие, увеличиваются в длину от 5 к 7, их крыловидный край неширокий, книзу несколько суженный; прочие членики уст-

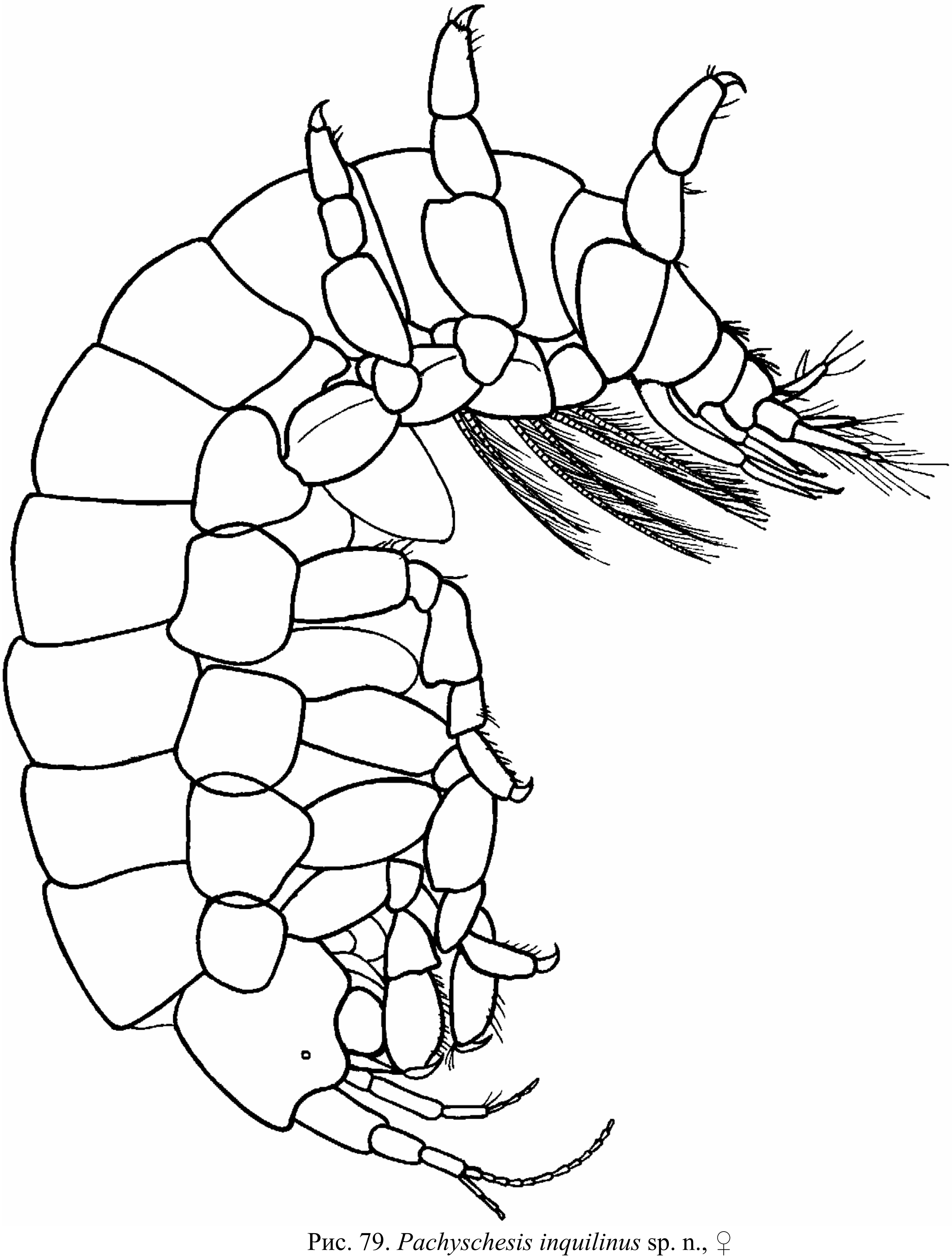


Рис. 79. *Pachyschesis inquilinus* sp. n., ♀

роены как в 3-4 парах, несут грубые щетинки; мероподиты очень широкие в дистальной половине, равны или почти равны ширине базиподитов, проподиты широкие в проксимальной части и суженные в дистальной, где имеется граничный шип; когти короткие, изогнутые, цепкие, сильно суживающиеся к концам, по форме напоминают жало скорпиона.

Эпимеральные пластинки с притупленными нижне-задними углами и длинными щетинками, направленными назад и вниз.

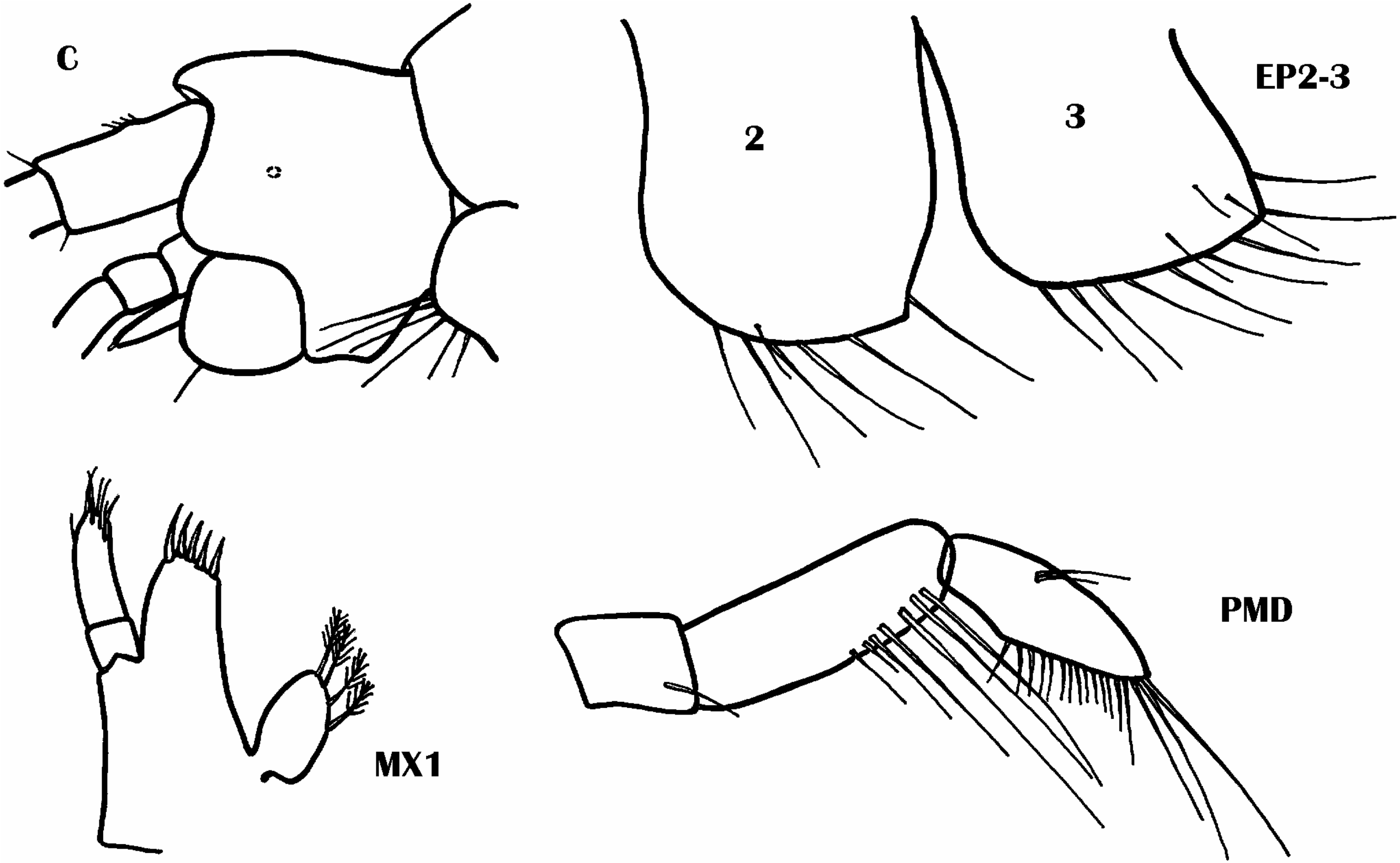


Рис. 80. *Pachyschesis inquilinus* sp. n., ♀ (голотип)

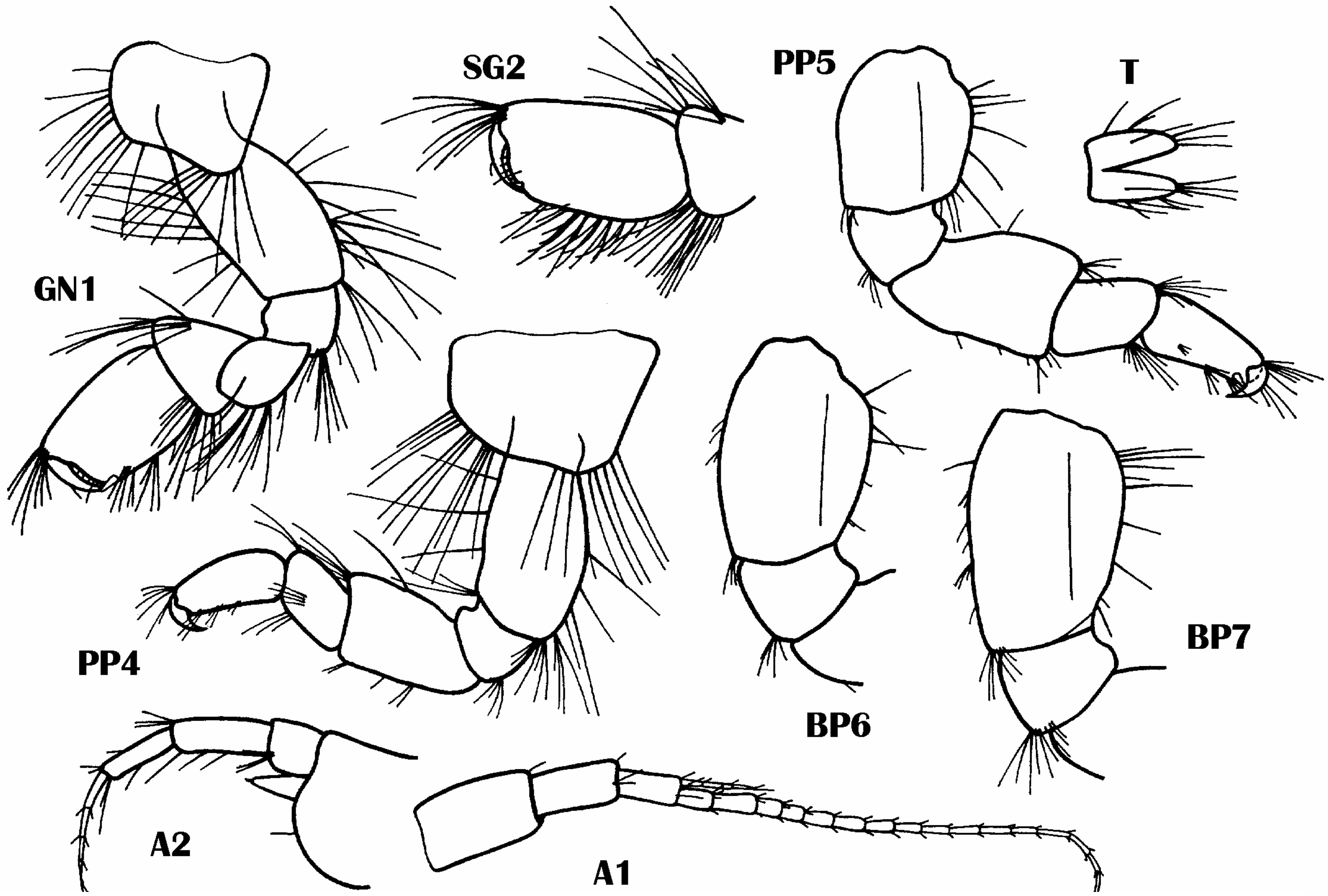


Рис. 81. *Pachyschesis inquilinus* sp. n., ♀ (голотип)

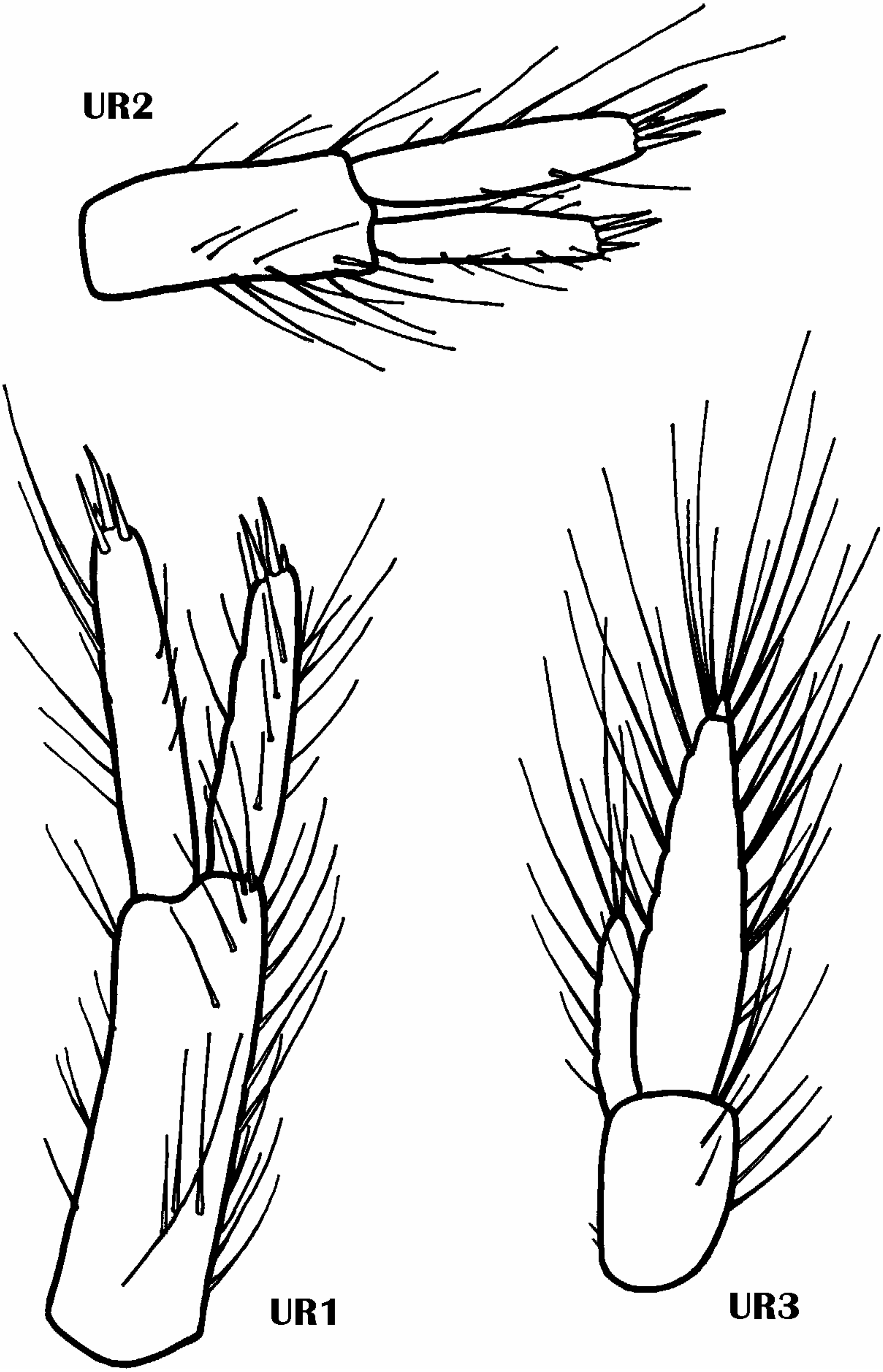


Рис. 82. *Pachyschesis inquilinus* sp. n., ♀ (голотип)

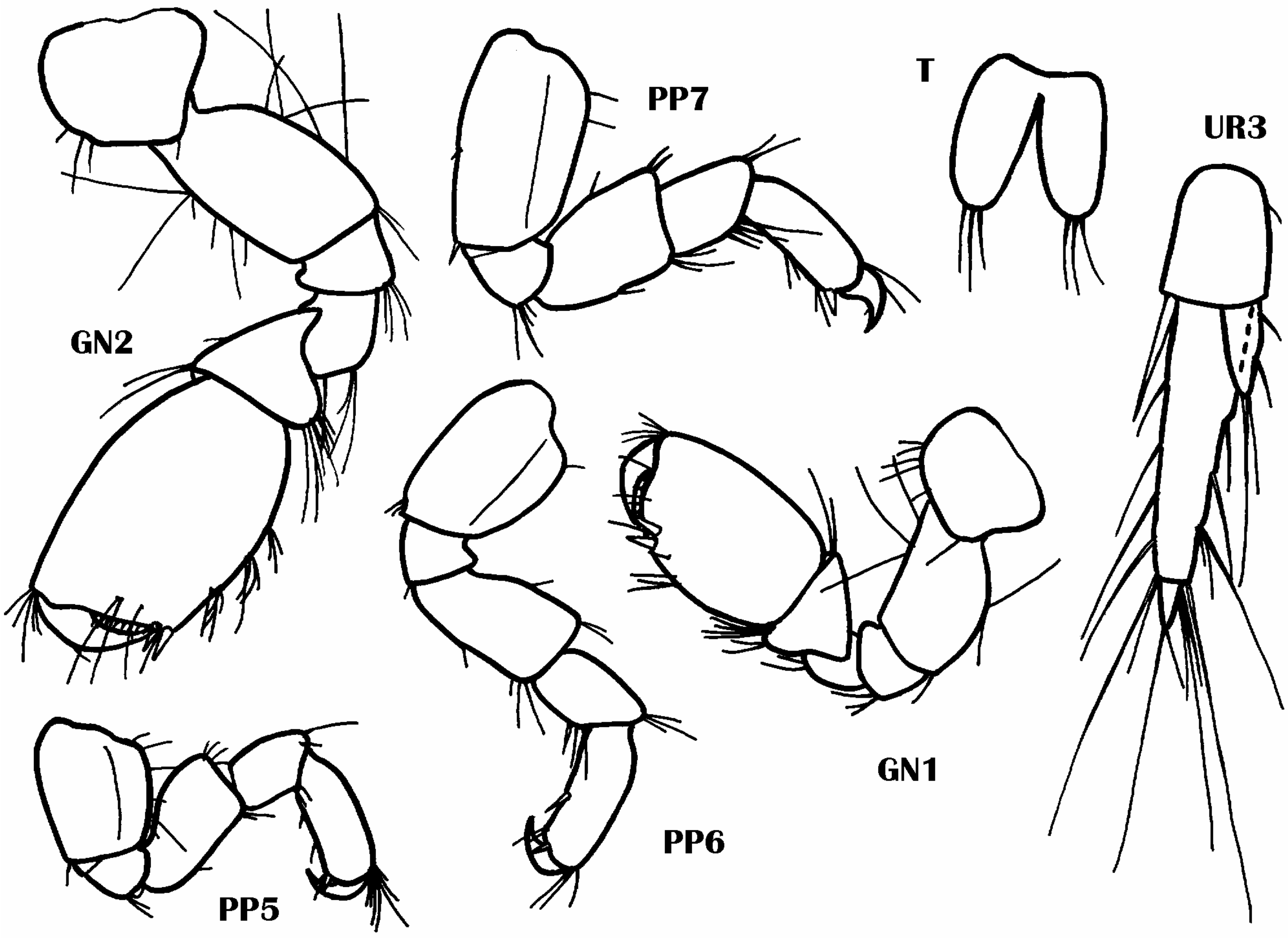


Рис. 83. *Pachyschesis inquilinus* sp. n., ♂ (паратип)

В уроподах 1 и 2 наружные ветви немного короче внутренних; ветви обеих пар простираются назад до одного уровня. В уроподах 3 наружная ветвь двучленистая, немногим более чем вдвое длиннее внутренней. Все три пары с длинными простыми щетинками, особенно густыми в 3.

Тельсон крупный, рассечен почти до основания, ветви его неширокие, с длинными апикальными и боковыми щетинками, иногда довольно густыми.

Самец карликовый. Тело цилиндрическое. В главном жгуте антенны 1 до 14 члеников, в придаточном – 2, в жгуте антенн 2 – 3-4. Ладони гнатоподов 2 очень крупные и толстые, значительно крупнее ладоней 1 пары, превышают длину головы. Базиподиты переоподов 5-7 более удлиненные, чем у самки. Все придатки тела со значительно меньшим числом щетинок. Хорошо развиты плеоподы.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. От других *Pachyschesis* отличается сочетанием следующих признаков: выпуклые сегменты тела (особенно первый); характерная форма головы с высоким рострумом; крайняя степень рудиментации глаз, в которых совсем исчезает пигмент и остаются лишь точковидные белые пятнышки; устройство меро- и проподитов переоподов; щетинки на эпимеральных пластинках не торчат в стороны; уроподы сравнительно длинные и стройные.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Хозяин этого вида – глубоководный нектобентический бокоплав *Garjajewia sarsi* Sow., 1915 (длина тела до 60 мм). Он встречается на глубинах свыше 250 м, но обычным и даже доминирующим видом становится глубже 400 м; выше этой отметки редок и малочислен (Тахтеев, Механикова, 1996).

Паразиты локализованы в марсупиумах самок хозяина – как содержащих яйца, так и в пустых (в том числе с оостегитами без щетинок). На самцах пока не обнаружены, хотя имеется случай нахождения одного молодого самца *P. inquilinus* на неполовозрелом экземпляре хозяина при длине тела последнего 45 мм.

Интенсивность инвазии – 1-2 экземпляра на особь хозяина, в одном случае – 3. Часто соседствуют вместе самец и самка, случаи совместного обитания двух самок на одной особи хозяина неизвестны. Экстенсивность инвазии удалось рассчитать лишь в одном случае (7.10.1991, у входа в Чивыркуйский залив, глуб. 825 м), где она составила 9% особей хозяина. Плотность популяции паразита колеблется от 5 до 36% (табл. 7).

Окраска самок фиолетовая, прежде всего за счет гонад и яиц, находящихся в марсупиуме. Самцы светлые. Жировые включения в теле бесцветные, однако содержимое кишечника сытых особей и экскременты оранжевые или светло-оранжевые, что близко к окраске яиц хозяина (коричневато-оранжевые). У многих особей хозяев количество яиц в марсупиуме при наличии паразита явно уменьшенное. В одном случае, когда марсупиум был полным, кишечник паразита явно был пустым; очевидно, этот пахисхезис только что попал на хозяина и еще не питался на нем.

Таблица 7

Зараженность *G. sarsi* паразитом *P. inquilinus* в различных районах Байкала

Район	Дата траления	Глубина, м	Число экз. паразита (*a*)	Число экз. хозяина (*b*)	Плотность популяции паразита N, %
Напротив Бугульдейки	21.10.1989	460	5	14	36
Там же	24.05.1992	400-450	1	6	17
Баргузинский залив	5.09.1993	670	1	12	8
У входа в Чивыркуйский залив	25.09.1991	830	7	148	5
Там же	7.10.1991	825	5	32	16
Напротив Томпы	8.10.1991	810-775	14	106	13
Напротив Фролихи	11.10.1991	490-475	4	28	14
Напротив Ангаро-Кичерского сора	27.06.1987	500-390	6	82	7

Длина тела самок от 5,6 мм (1-я стадия – зачаточные оостегиты) до 14,0 мм; половозрелые самки имеют длину от 8,7 мм (имеются эмбрионы в марсупиуме) и более; средняя длина половозрелых самок 11,4±0,2 мм (n=35). У самцов длина тела от 4,3 до 6,0 мм, средняя 5,3±0,2 мм (n=11). У экземпляра длиной 4,2 мм признаков пола еще не было. Таким образом, самцы данного вида карликовые. Плодовитость самок – от 14 до 56 яиц, средняя 33±4 (n=10). Размер яиц от 0,4х0,6 до 0,5х0,7 мм. Расчетное число пометов – 4.

P. inquilinus в сравнении с другими видами рода хуже переносит пребывание в лабораторных условиях после поимки и погибает обычно раньше других пахисхезисов.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид обнаружен на *G. sarsi*, обитающих в Северном Байкале (в том числе в глубоководной западине у входа в Чивыркуйский залив), Баргузинском заливе, Южном Байкале (район Бугульдейки), на глубинах 400-830 м.

ЭТИМОЛОГИЯ: inquilinus – лат. квартирант, жилец.

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 12,0 мм: 8.10.1991, Северный Байкал напротив Томпы, глуб. 810-775 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 11 экз. – из того же сбора; 7 экз. – 25.09.1991, створ Чивыркуйского залива, глуб. 830 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.Г. Сиделёва, И.В. Ханаев); 5 экз. – 7.10.1991, створ Чивыркуйского залива, глуб. 825 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 2 экз. – 19.08.1983, створ Чивыркуйского залива, глуб. 700 м, трал (О.А. Тимошкин); 6 экз. – 27.06.1987, подводный склон Ангаро-Кичерского мелководья, глуб. 500-390 м, бимтрал 4 м, НИС «Титов» (И.В. Механикова, В.В. Тахтеев); 5 экз. – 21.10.1989, против Бугульдейки, глуб. 460 м, бимтрал 2,5 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 4 экз. – 11.10.1991, напротив бухты Фролиха, глуб. 490-475 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 3 экз. – 20.06.1983, профиль Мужинай – Кабаний, глуб. 520 м, трал (О.А. Тимошкин); 2 экз. – 19.06.1983, профиль Сеногда – Хакусы, глуб. 540-620 м, трал (О.А. Тимошкин); 1 экз. – 5.09.1993, Баргузинский залив, центральная часть, глуб. 670 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев).

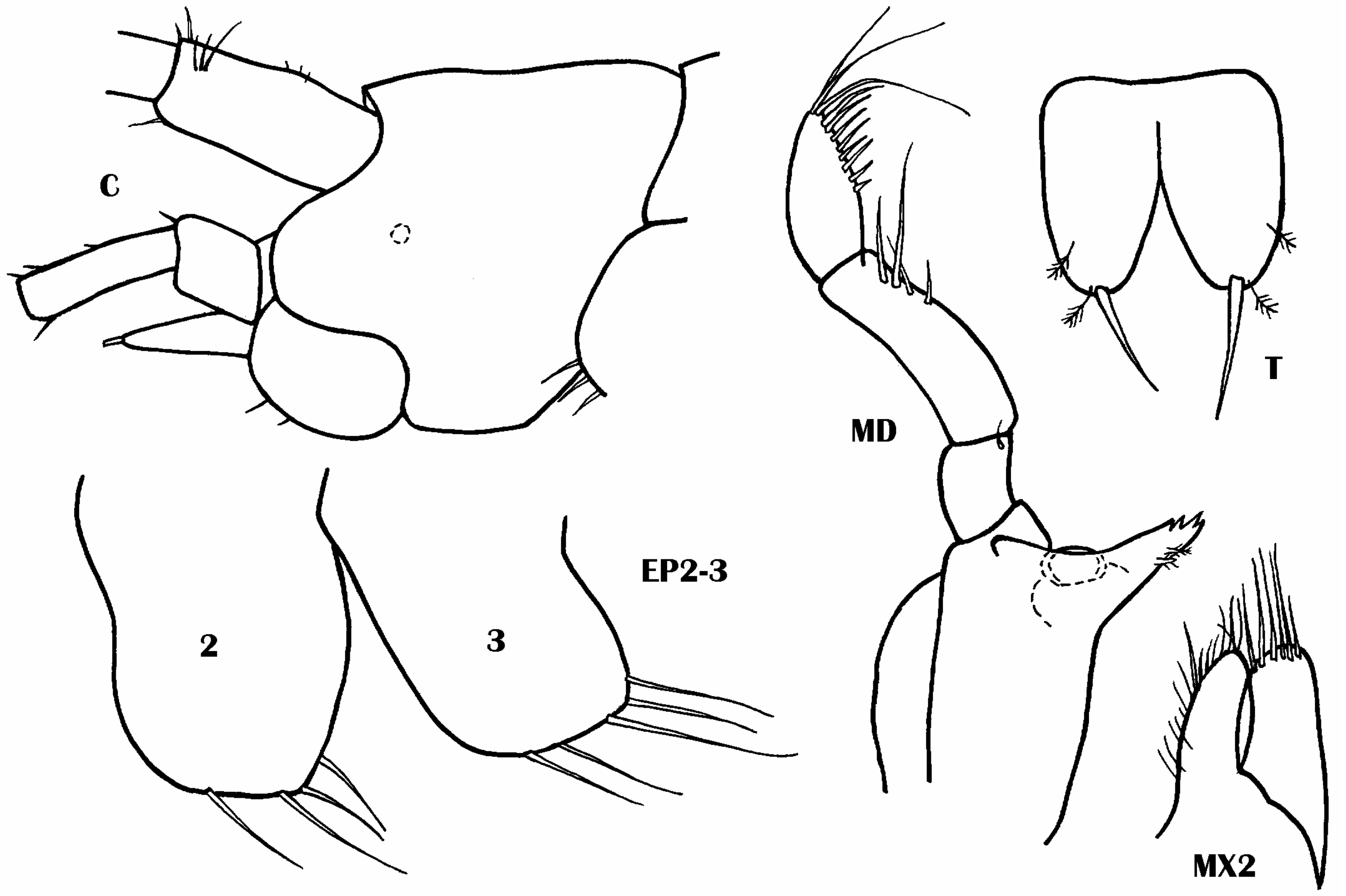


Рис. 84. *Pachyschesis punctiommatus* sp. n., ♀

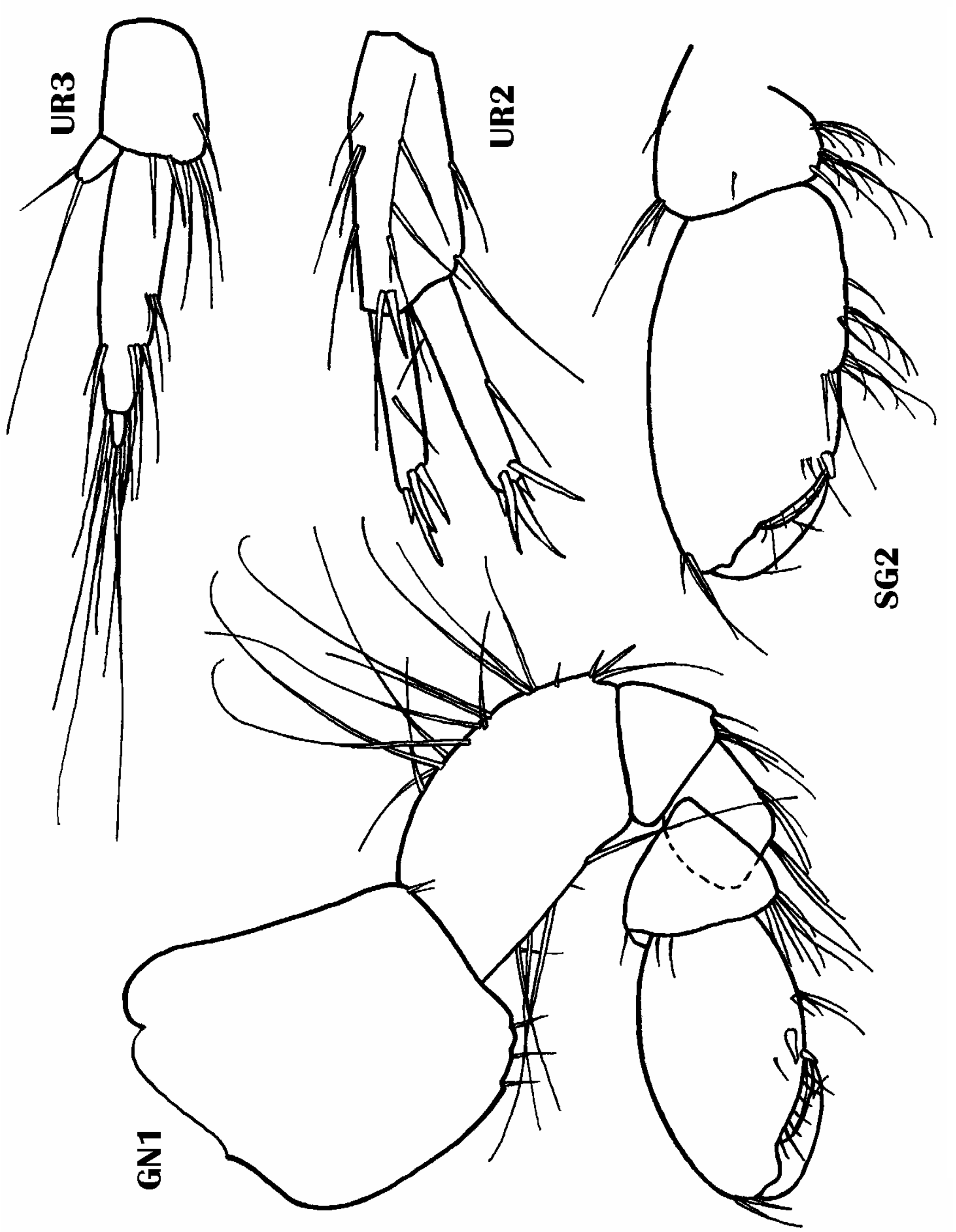


Рис. 85. *Pachyschesis punctiommatus* sp. n., ♀ (длина тела 7,0 мм)

Pachyschesis punctiommatus **Tachteew, sp. n.**

Рис. 84-87

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело расширенное в передней части, у яйценосных особей с сильно вздувшимся марсупиумом. Боковые стороны сегментов мезосомы со слабыми вдавлениями. Сегменты мета- и уросомы с единичными короткими щетинками по заднему краю. Голова сверху слегка

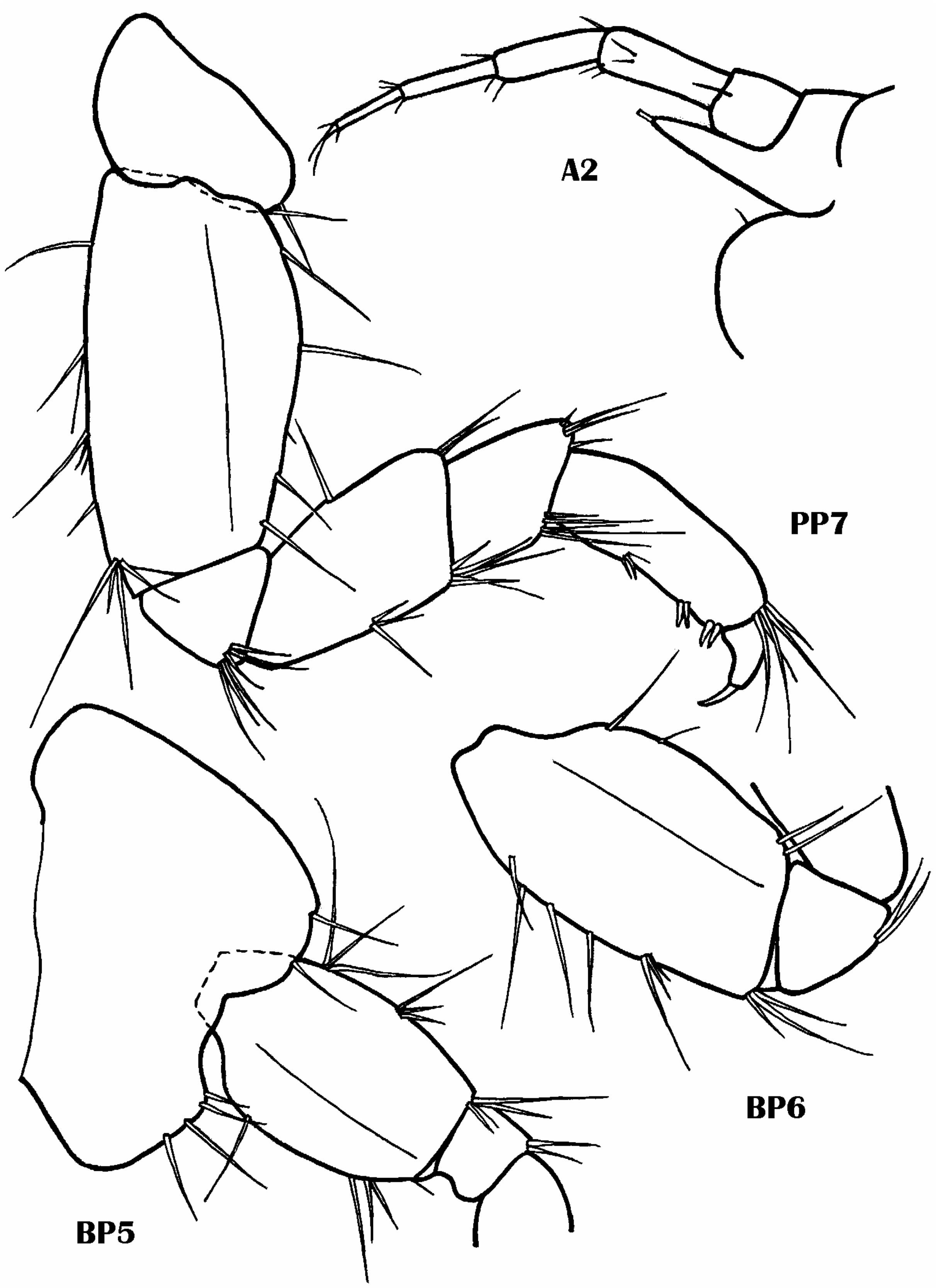


Рис. 86. *Pachyschesis punctiommatus* sp. n., ♀ (длина тела 7,0 мм)

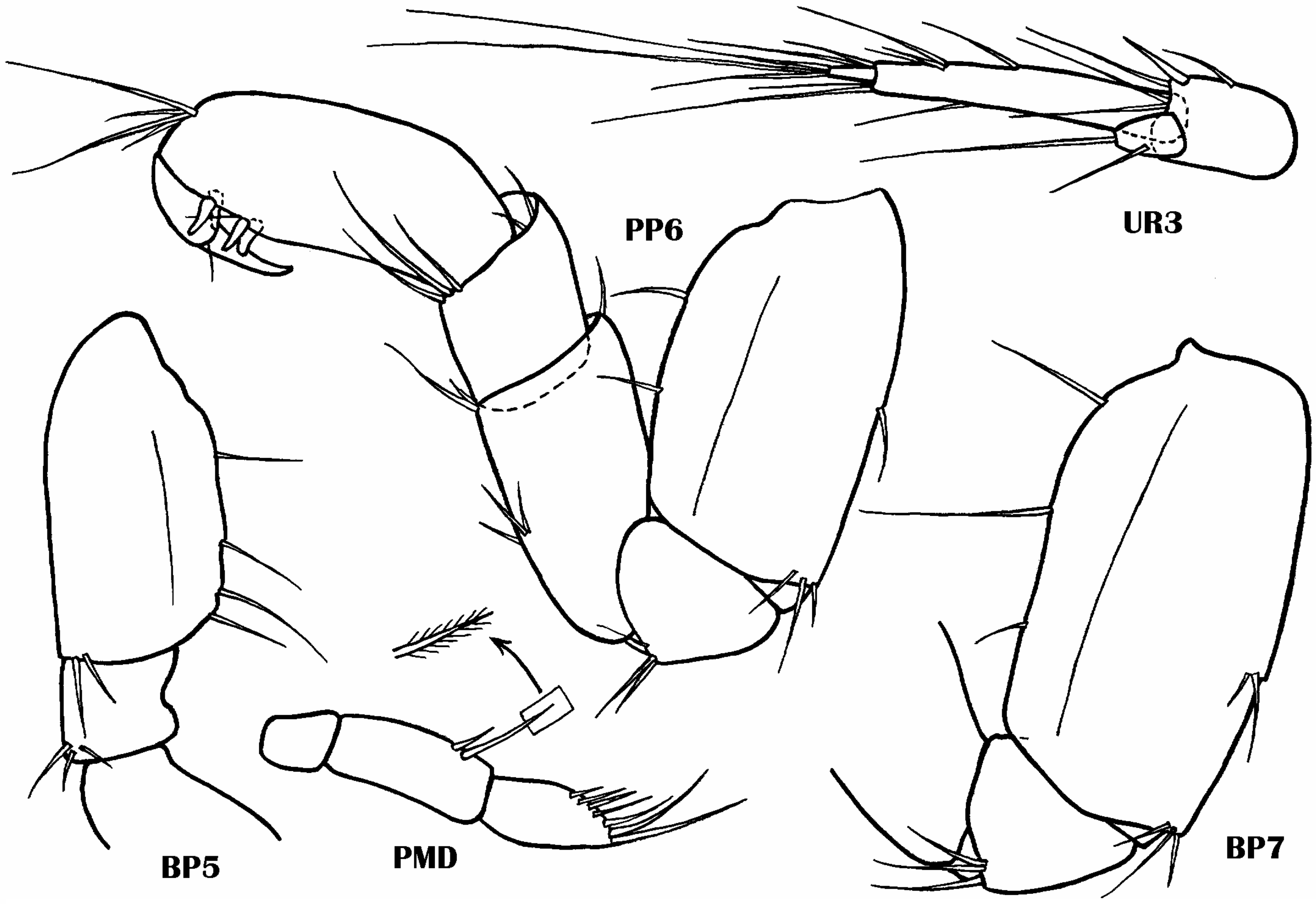


Рис. 87. *Pachyschesis punctiommatus* sp. n., ♂ (длина тела 3,0 мм)

вогнутая, иногда прямая; рострум очень короткий, но высокий; межантеннальные лопасти плавно округленные, простираются вперед далее конца рострума. Глаза у живых особей очень маленькие, точечные, красные, состоят всего из нескольких или даже из одной фасетки; у фиксированных рачков незаметны.

Антенны 1 втрое короче тела и вдвое длиннее антенн 2; базальный членик несколько короче головы, 2-й членик немного короче базального, 3-й в 1,5 раза короче 2-го. В главном жгуте 7-10 члеников, в придаточном – 2. В антенне 2 антеннальный конус длинный, направлен вперед и достигает середины 4-го членика стержня; 5-й членик немного короче 4-го, оба с редкими короткими щетинками; жгут трехчленистый.

Мандибулы со слабыми зубцами, пальпус с ланцетовидным концевым члеником, щетка занимает около половины его длины, щетинки на боковых сторонах отсутствуют. В максилле 1 пальпус недлинный, почти равен по длине наружной пластинке; последняя с 6 неразветвленными иглами, несущими тонкое оперение; внутренняя пластинка с 3 перистыми щетинками. В максилле 2 косой (диагональный) ряд щетинок на внутренней пластинке отсутствует, ее внутренний край покрыт тонкими волосками. В пальпусе максиллипед коготок короче последнего членика, в дистальных 2/3 очень тонкий.

В коксах 1-4 длина примерно равна ширине; углы несут щетинки, нижние края прямые или очень слабо вогнутые; 1 пара по размеру меньше, чем три последующих. Кокса 5 двулопастная; передняя лопасть не достигает дистального края коксы 4; пластинки 6 и 7 пар маленькие, 6-я двулопастная, 7-я без вырезки по нижнему краю.

Гнатоподы с широкими базиподитами, несущими длинные густые щетинки; вместе с аналогичными базиподитами переоподов 3 и 4 они являются как бы продолжением коксальных пластинок, прикрывающих сбоку обширный марсупиум. Ладони 1 пары овальные, пальмарный край плавно переходит в нижний, щетинки на последнем малочисленны; имеется только пара граничных шипов. Ладонь 2 пары устроена аналогично, но гораздо более длинная (в 1,5 раза длиннее ладони гнатопода 1), с несколько бóльшим числом щетинок на нижнем крае.

Переоподы 3 крупнее, чем 4, и несут более длинные и густые щетинки, чем 4 пара; в обеих парах мероподиты расширены, с параллельными краями в дистальных 2/3; карподиты в 1,5 раза короче мероподитов; проподиты равны по длине мероподитам, удлиненные, подклешневидного строения, несут не только пару граничных шипов, но и дополнительную, хорошо заметную пару, расположенную несколько проксимальнее; когти короткие, крепкие, сильно изогнутые. Переоподы 5-7 (включая их базиподиты) последовательно увеличиваются в длину; базиподиты удлиненные, с почти параллельными краями; нижне-задний угол лопасти не образует, задний край с редкими, но довольно длинными щетинками. Базиподит 5 маленький, меньше такового в гнатоподах; в 7 паре длина не менее чем в 2 раза превышает ширину. Прочие членики устроены как в 3-4 парах; про-

подиты подклешневидные, помимо пары граничных шипов несут до 2 пар дополнительных по переднему краю.

Эпимеральные пластинки узкие и низкие, с тупыми, но отчетливо выраженными нижне-задними углами; по нижнему краю имеется ряд немногочисленных, но длинных щетинок, направленных назад и в стороны.

В уроподах 1 стержень в 1,5 раза длиннее ветвей, по наружному краю несет длинные густые щетинки, направленные назад и в стороны; ветви с единичными щетинками и группой апикальных шипов. В уроподах 2 ветви по длине почти равны стержню, наружная ветвь чуть короче внутренней, щетинок на стержне значительно меньше. В уроподах 3 наружная ветвь удлиненная, слегка расширенная в средней части, с длинным коническим вторым члеником; щетинки наиболее густые в дистальной части, из них апикальные превышают длину самой ветви; внутренняя ветвь в 3-6 раз короче наружной, несет 1 длинную щетинку, достигающую конца наружной ветви (ее 2-го членика), и 1-3 более коротких. Все щетинки простые.

Тельсон рассечен почти до основания, ветви овальные, каждая несет по 1-2 апикальных простых щетинки и помимо них – по 2 мельчайших пальмовидных.

Длина тела до 7,9 мм.

Самец карликовый. Тело узкое. Коксальные пластинки маленькие, низкие. Голова сверху не вогнута. Длина антенн 1 превышает 1/3 длины тела. Жгут антенны 2 из 3-х члеников, последний членик маленький. Пальпус мандибулы короткий, в том числе его концевой членик. Внутренняя пластинка максиллы 1 с единственной щетинкой. В пальпусе максиллипед коготок тонкий, почти равен по длине последнему членику. Все придатки тела, а также эпимеральные пластинки с заметно меньшим количеством щетинок, чем у самки. В уроподах 3 наружная ветвь еще более стройная, чем у самки, в 5-7 раз длиннее внутренней. Длина тела до 4,7 мм.

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ. Рачки этого вида встречаются в марсупиумах самок *Plesiogammarus zienkowiczii* (Dyb., 1874). Хозяин отмечен на глубинах 112-1350 м (Бекман, 1984) и является одним из наиболее обычных и многочисленных видов глубоководной зоны Байкала; его плотность населения, по-видимому, очень неоднородна (Тахтеев, Механикова, 1996). Отлавливается большей частью крупными бимтралами и ихтиотралами с илов, в том числе покрытых корочкой ожелезнения, и с песков; яйценосные самки хозяина встречены в наших сборах с мая по октябрь, что позволяет предполагать его круглогодичное размножение; длина тела хозяев до 35 мм, чаще около 30 мм (Takhteev, 1997).

Таблица 8

Зараженность *P. zienkowiczii* паразитом *P. punctiommatus* в различных районах Байкала

Район	Дата траления	Глубина, м	Число экз. паразита (*a*)	Число экз. хозяина (*b*)	Экстенсивность заражения, %	Плотность популяции паразита N, %
Напротив Бакланьего камня	13.08.1994	1050	2	27	7	7
Баргузинский залив	9.08.1994	250-260	8	49	10	16
Баргузинский залив	5.09.1993	670	5	6	?	83
Напротив Томпы	8.10.1991	775-810	3	24	8	13
Напротив бухты Фролиха	11.10.1991	475-490	13	55	20	24
Створ Чивыркуйского залива	25.09.1991	830	14	126	7	11

В сборах, где встречен паразит, заражены от 7 до 20% особей хозяина (табл. 8). Однако нередко *P. zienkowiczii*, в большом числе поднимаемые тралом, вообще лишены паразита. Особенно это касается Южного Байкала; в уловах из разных его районов порой обследовались десятки и даже сотни особей *P. zienkowiczii*, но у них не было найдено ни одного экземпляра *P. punctiommatus*, за исключением одного сбора у острова Бакланий камень (см. табл. 8). Половозрелые самки паразита встречаются только в марсупиумах самок хозяина, в том числе у тех, у которых наблюдается выход из марсупиума новорожденной молоди. У каждой особи хозяина отмечены пока не более 2 особей паразита, если не считать ювенильных экземпляров, попавших в марсупиум хозяина из марсупиума уже присутствующей там самки паразита. Как правило, в паре встречаются самка и самец, за исключением одного случая совместного присутствия самца и мелкого молодого экземпляра без признаков пола (самка выпала?). Мелкие экземпляры паразита (самцы и неполовозрелые) отмечены также в жаберной полости самцов хозяина, с помощью которых, очевидно, переселяются с одной самки на другую.

Размеры самок паразита колеблются от 4,2 мм (оостегиты без щетинок) до 7,9 мм при средней величине 5,9±0,2 мм (n=29); яйценосные самки имеют длину тела 5,0 мм и более. Длина тела самцов варьирует от 2,9 до 4,7 мм при среднем значении 3,6±0,1 мм (n=16). Таким образом, если сравнивать обобщенные показатели, то, несмотря на ярко выраженный половой диморфизм по размерам тела, хиатуса по этому признаку у самцов и самок не наблюдается. Однако, если сравнивать длину тела у обоих полов из каждого *конкретного* улова, то перекрывание размерных диапазонов самцов и самок отсутствует, и налицо хиатус, свидетельствующий о четко выраженной карликовости самцов. В самом деле, максимальные размеры, указанные выше, этот вид имеет в уловах из Баргузинского залива; там у самых мелких самцов длина тела составила 3,8 мм, у самок – 5,0 мм, а экземпляр длиной 3,0 мм вообще не имел признаков пола. Средние и макси-

мальные размеры как самцов, так и самок из Северного Байкала заметно меньше. Следовательно, можно обоснованно предполагать о наличии размерных различий, характерных для разных популяций паразита.

Отметим, что в створе Чивыркуйского залива встречен экземпляр без признаков пола с длиной тела 3,7 мм. Это либо интерсекс, либо растущая самка, у которой еще не сформировались оостегиты. Не исключено и то, что это промежуточная стадия при переходе от самца к самке (в случае протерандрического гермафродитизма), так как длина тела самцов в этом улове не превышала 3,6 мм.

Число яиц в марсупиуме составляет от 17 до 35 на самку, в среднем – 25±2 (n=5), их размер – от 0,3x0,5 мм до 0,4x0,6 мм на ранних стадиях эмбриогенеза и 0,5x0,7 мм на поздних. У двух самок в выводковой камере имелась новорожденная молодь в количестве 9 и 15 экземпляров, с длиной тела от 1,6 до 2,2 мм. Не располагая статистически более достоверным материалом, все же рискнем предположить, что в ходе развития яиц часть их поедается самкой или же молодыми особями, вылупившимися из яиц раньше своих «собратьев». Это можно считать одним из факторов, увеличивающих смертность потомства данного и, по-видимому, также других видов. Рассчитанное по формуле Н.Н. Хмелёвой число пометов одной самки составляет 4, а без учета самок из Баргузинского залива, имеющих, как упоминалось, сравнительно крупные средние размеры, оно равно 3. Таким образом, в сравнении с другими *Pachyschesis* данный вид характеризуется как низким числом яиц в кладке, так и меньшим количеством самих кладок. Увеличения числа пометов при малом числе яиц (которого логично было бы ожидать у паразитического организма) не наблюдается. Какие факторы обеспечивают в этих условиях повышенную выживаемость яиц и молоди, пока неясно.

Питание *P. punctiommatus* специально не изучалось. Однако вряд ли можно сомневаться в том, что этот вид также является оофагом. У некоторых самок хозяина в тех уловах, где были встречены паразиты, количество вынашиваемых яиц сильно уменьшено; иногда остается только 1-2 яйца. Потеря яиц при сборе материала исключается. Очевидно, они попросту съедены.

Тело живых рачков *P. punctiommatus* в целом имеет светло-сиреневую окраску.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Северный Байкал напротив мыса Курла, бухт Томпы и Фролихи (место выхода подводного метаногенного источника), в створе Чивыркуйского залива; Баргузинский залив; Южный Байкал напротив Бакланьего камня. Глубина 196-1050 м.

ЭТИМОЛОГИЯ. Название указывает на свойственные виду мелкие, точковидные глаза (punctiommatus – точечноглазый).

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 5,8 мм: 11.10.1991, бухта Фролиха, глуб. 490-475 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратипы: 9 экз. (6 ♀♀, 3 ♂♂) – из того же сбора; 11 экз. (8 ♀♀, 3 ♂♂) – 25.09.1991, створ Чивыркуйского залива, глуб. 830 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.Г. Сиделёва, И.В. Ханаев); 3 экз. – (2 ♀♀, 1 ♂) – 8.10.1991, Северный Байкал напротив Томпы, глуб. 810-775 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 8 экз. (4 ♀♀, 4 ♂♂) – 9.08.1994, Баргузинский залив, глуб. 260-250 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 5 экз. (3 ♀♀, 2 ♂♂) – 5.09.1993, Баргузинский залив, центральная часть, глуб. 670 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев); 2 экз. (♀♀) – 13.08.1994, напротив Бакланьего камня, глуб. 1050 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев).

Pachyschesis rarus **Tachteew, sp. n.**

Рис. 88-90

ОПИСАНИЕ. Самка. Тело компактное, расширенное в передней части, со слабыми вдавлениями по боковым сторонам сегментов мезосомы. Сегменты метасомы с единичными, уросомы – с несколько более многочисленными щетинками по заднему краю. Марсупиум сильно разросшийся, выдается вниз значительно дальше уровня конца коксальных пластинок. Голова с почти прямой или слегка вогнутой дорсальной поверхностью и с коротким, но высоким рострумом; межантеннальные лопасти плавно округленные, неширокие, выступают вперед заметно далее конца рострума. Глаза небольшие, неправильно-округлые, у живых особей белые, с 3-4 красными фасетками; у фиксированных экземпляров незаметные.

Антенны 1 равны примерно 1/3 длины тела и вдвое длиннее антенн 2, базальный членик стержня несколько короче головы, 2 и 3 членики последовательно уменьшаются в длину; в главном жгуте 12 члеников, в придаточном – 2. В антенне 2 антеннальный конус достигает 1/3-1/2 четвертого членика стержня; 5 членик равен по длине 4, жгут трехчленистый.

Ротовые органы слабые; в мандибулах концевой членик пальпуса ланцетовидный, щетка занимает около половины его длины; несколько щетинок имеется на боковой поверхности; щетинки щетки и часть апикальных при рассмотрении под микроскопом тонкоперистые. Максилла 1 с узким щупиком, наружная пластинка с 7 одновершинными зубцами, несущими слабое оперение; внутренняя пластинка с 5 перистыми щетинками. Пластинки максилл 2 удлиненные и узкие, косой ряд перистых щетинок на внутренней из них смещен к краю и состоит всего из 3 хет. В максиллипедах количество щетинок невелико, коготок составляет примерно половину длины последнего членика пальпуса, дистальная часть коготка тонкая.

Коксы 1-5 недлинные, но широкие, с группами щетинок на плавно округленных углах; в 1 паре передний край плавно переходит в нижний, лишь немного прикрывает сбоку голову. В 3-4 парах нижний край со слабой выемкой. В 5 паре передняя половина почти не образует спускающейся вниз лопасти. Коксы 6 и 7 маленькие, плавно округленные.

Гнатоподы с широкими, несущими длинные щетинки базиподитами, которые по размерам крупнее базиподитов переоподов 6 и 7 и служат как бы продолжением коксальных пластинок, прикрывающих сбоку вздутый

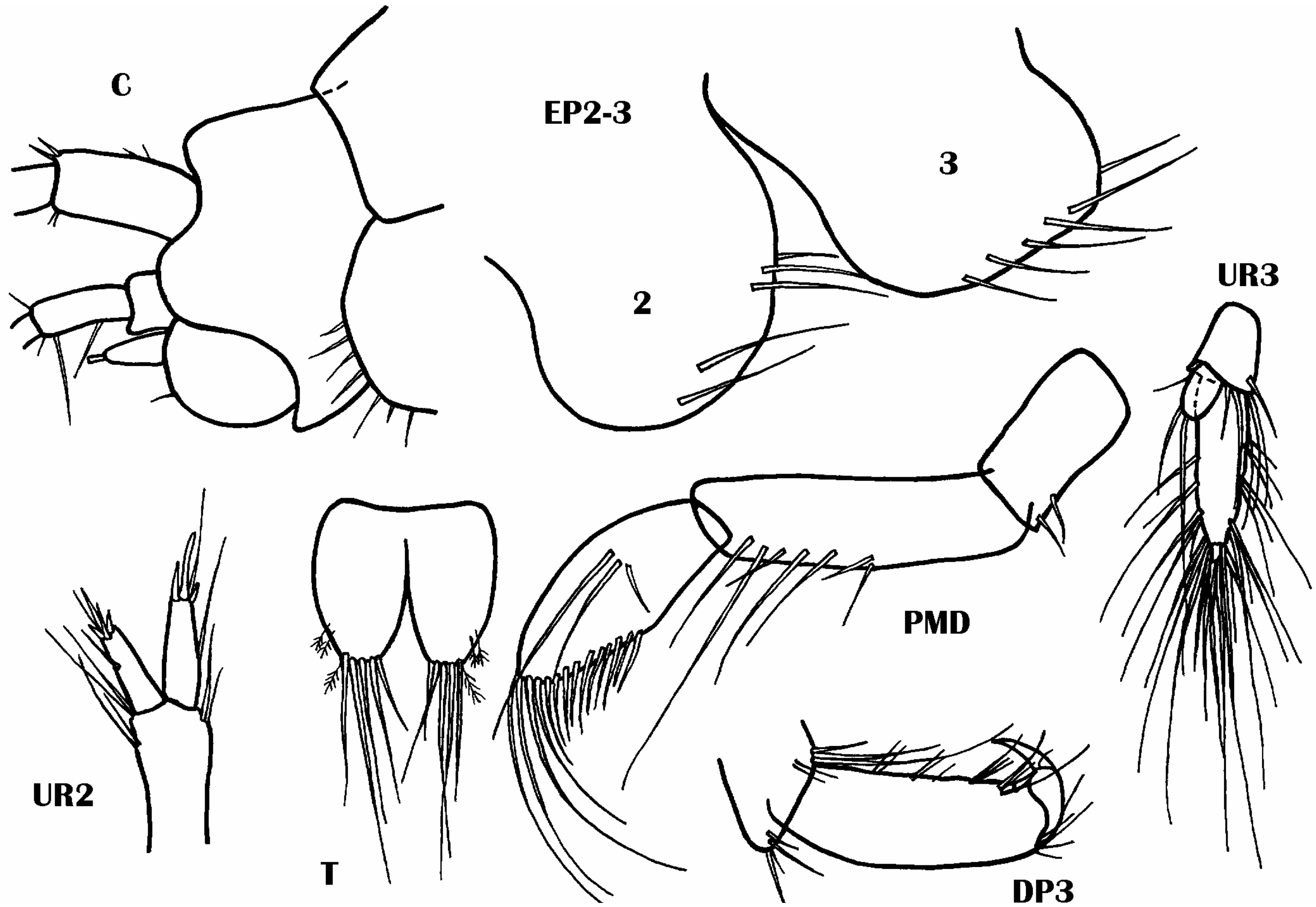


Рис. 88. *Pachyschesis rarus* sp. n., ♀

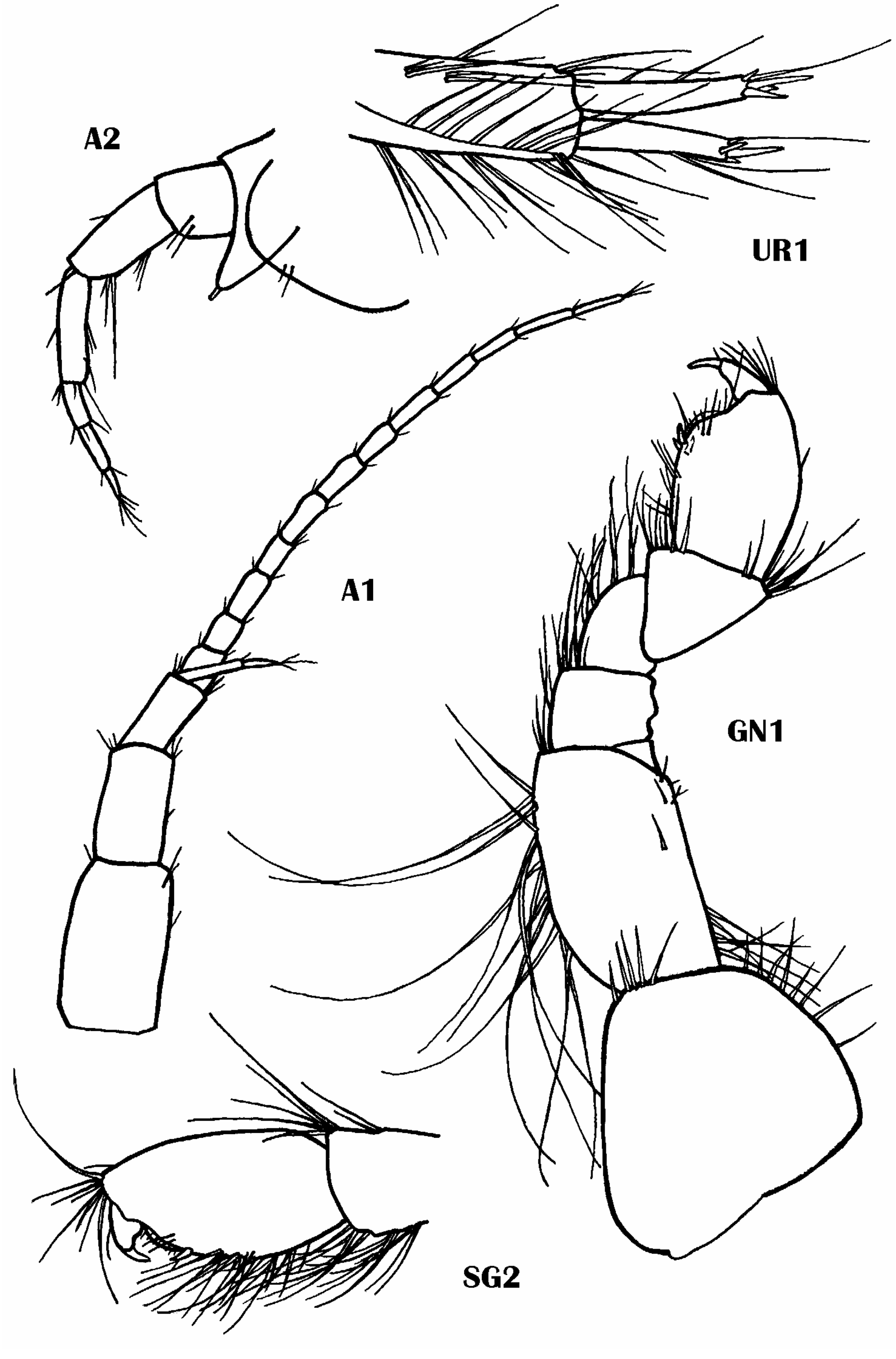


Рис. 89. *Pachyschesis rarus* sp. n., ♀

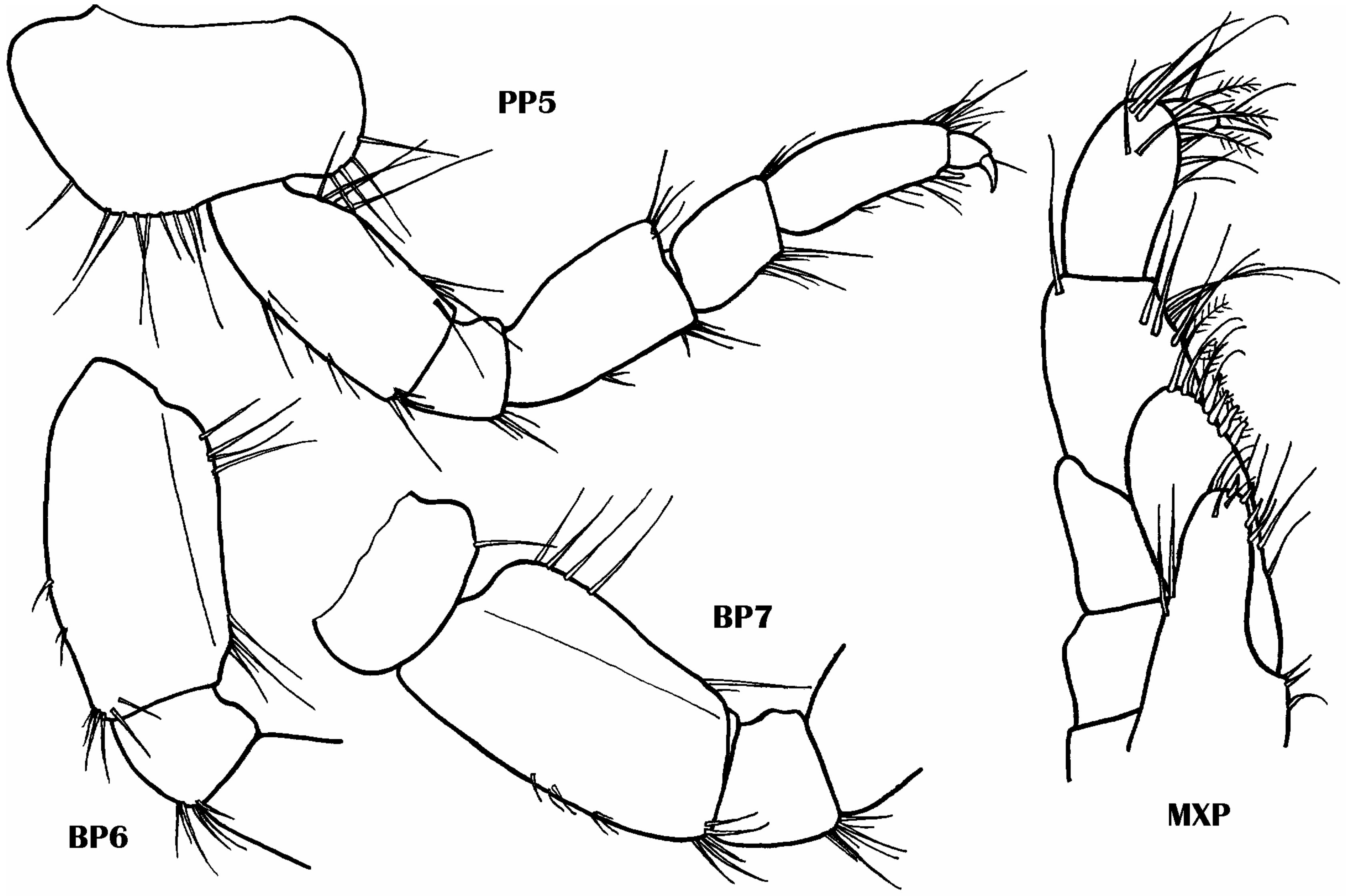


Рис. 90. *Pachyschesis rarus* sp. n., ♀

марсупиум. Ладони в 1 паре почти прямоугольные, с малым количеством щетинок; пальмарный край сильно выпуклый; имеется 2-3 слабых граничных шипа. Ладони 2 пары более вытянутые (длина вдвое превышает ширину), с более густыми щетинками. Когти в обеих парах короткие.

Переоподы 3 и 4 также с широкими базиподитами (более крупными, чем в 5-7 парах), снабженными длинными щетинками; мероподиты значительно шире и длиннее карпоподитов; проподиты удлиненные, слабо изогнутые, по длине почти равны мероподитам; подклешневидное строение выражено относительно слабо, хотя парный граничный шип имеется[2]; когти короткие, крепкие, сильно изогнутые. Переоподы 5-7 и их базиподиты последовательно возрастают в длину; базиподиты почти прямоугольные, лишь слегка расширенные в проксимальной половине, задние края несут по несколько длинных щетинок, передние края – с редкими короткими щетинками, без шипов. В 7 паре длина базиподита в 1,8 раза больше ширины. Устройство прочих члеников – как в 3 и 4 парах, только карпоподиты более расширенные.

Эпимеральные пластинки небольшие, с немногочисленными, но длинными щетинками, направленными назад и отчасти в стороны; нижне-задние углы тупые, округленные.

В уроподах 1 стержни длиннее ветвей, покрыты густыми, длинными простыми щетинками; ветви также с длинными, но редкими щетинками; шипы сидят только на их вершинах, наружная ветвь слегка короче внутренней. Уроподы 2 вдвое короче, чем 1, с редкими и длинными простыми щетинками; наружная сторона внутренней ветви и внутренняя сторона наружной голые. В уроподах 3 наружная ветвь в 3,5 раза длиннее внутренней, с небольшим коническим вторым члеником; и стержень (в дистальной части), и ветви вооружены очень длинными простыми щетинками; апикальные щетинки превышают длину наружной ветви.

Тельсон рассечен почти до основания; ветви овальные, каждая несет только группу апикальных длинных щетинок; при рассмотрении под микроскопом снаружи от апикальных щетинок видны также короткие пальмовидные.

Длина тела до 9,0 мм.

Самец неизвестен.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ. Этот вид очень близок к *P. punctiommatus*, основные отличия от которого заключаются в более крупных размерах тела, меньшей разнице длин ветвей уроподов 3 при большей ширине наружной ветви, менее отчетливо выраженных нижне-задних углах 2 и 3 эпимеральных пластинок (ср. рис. 84 и 88), слабее развитых «граничных» шипах на проподитах переоподов (ср. рис. 86 и 90).

С другой стороны, *P. rarus* сближается с *P. inquilinus*, отличаясь от него более узкими базиподитами и более стройными проподитами пере-

---

[2] Пара «предграничных» шипов развита очень слабо, заметна только при тщательном рассмотрении, и то не на всех парах переоподов.

оподов 5-7, сильнее срезанным нижне-задним углом эпимеральных пластинок 2-3, присутствием у самки длинных щетинок только на вершинах ветвей тельсона, более коротким рострумом, не достигающим одного уровня с межантеннальными лопастями и др.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ. Встречен в Северном Байкале напротив Томпы и в Южном напротив острова Бакланий камень; глубина 775-1050 м. Населяет марсупиумы (в том числе пустые) глубоководного вида *Ceratogammarus dybowskii* Sow., 1915. Обе известных находки паразита (в августе и октябре) оказались яйценосными самками. Экстенсивность заражения хозяев, очевидно, низкая, поскольку в большинстве уловов, где имелся (и нередко в значительном числе) *C. dybowskii*, данный паразит отсутствовал.

ЭТИМОЛОГИЯ. Вид получил название благодаря своей редчайшей встречаемости в уловах (rarus – лат. «нечастый, редкий»).

ТИПОВОЙ МАТЕРИАЛ. Голотип ♀ 7,5 мм: 13.08.1994, против Бакланьего камня, глуб. 1050 м, бимтрал 2,8 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев). Хранится на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Паратип ♀ 9,0 мм: 8.10.1991, против Томпы, глуб. 810-775 м, бимтрал 3 м, НИС «Верещагин» (В.В. Тахтеев).

3.3. Филогенетические отношения

Все виды рода *Pachyschesis* несомненно произошли в Байкале, поскольку они населяют крупных нектобентических амфипод, в основном глубоководных, которые сами являются байкальскими автохтонами, и, кроме того, не известно ни одной достоверной находки представителей этого рода в свободноживущем состоянии, точнее – в пробах, в которых не присутствовали их хозяева. Объединение *Pachyschesis* в одну группу ранга семейства с каспийскими амфиподами рода *Iphigenella*, произведенное Е.Л. Боусфилдом (Bousfield, 1977), совершенно искусственное. Очевидно, это понимал и сам автор, поскольку даже не дал этой группе названия.

Один из признаков, послуживших основой для такого объединения – подклешневидное строение переоподов, подразумевающее расширенные на дистальном конце проподиты, напоминающие тем самым ладони гнатоподов и часто даже имеющие «граничные» шипы. Однако было показано (Vader, 1983), что цепкие, подклешневидные по форме (prehensile, subchelate) переоподы свойственны целому ряду представителей морских амфипод, относящихся как минимум к 14 различным семействам и ведущих различный образ жизни. В основном это пелагические хищники (и некрофаги?) и симбионты более крупных ракообразных (!); встречаются также формы, населяющие губок, туникат и водоросли. Развитие подклешневидной формы переоподов – примеры экологических, а в ряде случаев и номогенетических параллелизмов (см. гл. 4). К числу последних могут быть отнесены случаи наличия переоподов такого типа у симбионтов тех ракообразных, которые не проводят чистку своей жаберной полости; именно для предотвращения выброса из хозяина во время чистки и служат цепкие пе-

реоподы «квартирантов» (Vader, 1983).

Среди других байкальских представителей цепкие подклешневидные переоподы встречаются у мелководно-литофильного (фитофильного?) вида *Micruropus minutus* (Sow., 1915). А.Я.Базикалова (1962) указывала, что его переоподы приспособлены к тому, чтобы цепляться за неровности грунта и растительность. Не находя возможным напрямую связывать родством *M. minutus* и представителей *Pachyschesis* (достаточно упомянуть хотя бы одночленистую наружную ветвь уроподов 3 и одночленистый придаточный жгутик у *M. minutus*), отметим это как интересный факт, дающий нам «подсказку» к разгадке возможного генезиса всех или по крайней мере части *Pachyschesis* – подклешневидные переоподы, приспособленные для удержания на макрофитах, оказались преадаптацией для перехода к паразитическому образу жизни. У многих байкальских форм встречаются цепкие когти переоподов (*Brandtia, Hyalellopsis, Ommatogammarus,* некоторые *Eulimnogammarus* и т.д.), но они не сочетаются с расширенным дистально проподитом и потому по своему устройству их переоподы не могут относиться к «пахисхезисному» типу.

Установить родство пахисхезисов с какими-либо другими родами в байкальской фауне достаточно сложно ввиду их своеобразного облика, возникшего в результате паразитизма. Тем не менее, просматривается их определенная близость к представителям устанавливаемого мною рода *Bazikalovia* (см. гл. 1), включающего группу мелких видов (*B. obsoleta, B. simplex, B. simpliciformis, B. minima*), в свою очередь, показывающую близость к роду *Eulimnogammarus*. Эта группа характеризуется плавно округленными нижне-задними углами базиподитов переоподов 5-7, укороченным (иногда до 1 членика) придаточным жгутиком, отсутствием перистых щетинок на уроподах 3, слабо развитыми шипами на уросоме и некоторыми другими чертами, свойственными наиболее примитивным пахисхезисам. Как и у рода *Eulimnogammarus* s. str., для *Pachyschesis* характерна уменьшенная коксальная пластинка 1 пары по сравнению со 2-4 парами. Как упоминалось в разделе 3.1., А.Я. Базикалова (1951а) даже предлагала объединить два вида рода *Pachyschesis* с родом *Eulimnogammarus*.

Внутри рода *Pachyschesis* выделяются пять групп сравнительно близких друг к другу видов. Первая группа объединяет *P. bergi, P. indiscretus, P. branchialis, P. cucuschonok, P. crassus* и *P. bumammus*. В этой группе имеются как примитивные формы (у которых лучше всего сохранились морфологические особенности, свойственные свободноживущим гаммаридам), так и виды с ярко выраженными чертами паразитической специализации. По своим экологическим характеристикам наименее специализированной формой может считаться *P. indiscretus*, который встречается на различных видах хозяев, а также на необычно малых для данного рода глубинах – начиная с 14 м, не выходя за пределы 100-метровой изобаты. Однако по морфологическим характеристикам за наиболее примитивную форму должен быть принят *P. bergi*, несмотря на то, что последний уже строго специфичен к своему хозяину (*Parapallasea lagowskii*) и встречается

на глубинах свыше 250 м. В замечаниях к описанию *P. bergi* уже перечислялись особенности, сближающие его с мелководным свободноживущим видом *Bazikalovia obsoleta* (ранее – *Eulimnogammarus obsoletus*). К числу признаков, сближающих *P. bergi* со свободноживущими *Bazikalovia*, относятся: крупные, темно пигментированные глаза; наличие спускающейся вниз округленной лопасти базиподитов переоподов 5-7 пар и лишь немногочисленные и недлинные щетинки по их заднему краю; слабо выраженное подклешневидное строение проподитов переоподов; наличие шипов не только на вершинах, но и на боковых сторонах ветвей уроподов 1-2, а также на тельсоне. Кроме того, щетинки на эпимеральных пластинках у этого вида короткие и не образуют густых пучков.

К *P. bergi* морфологически наиболее близок *P. indiscretus*, сохраняющий темные глаза, стройные проподиты переоподов, заостренные нижне-задние углы эпимеральных пластинок и др. В то же время он утратил часть признаков свободноживущего прототипа. Так, щетинки на эпимеральных пластинках и стержнях уроподов 1-2 становятся более длинными и густыми, исчезают шипы на боковых сторонах ветвей уроподов и на вершинах тельсона, лопасть крыловидного края сохраняется только в базиподите 5 пары переоподов; происходит также заметное укорочение уроподов 1 и 2.

Третьим в этом ряду стоит *P. branchialis*, типовой вид рода. Ему свойственно дальнейшее уменьшение размеров глаз (однако еще сохраняющих темную пигментацию), исчезновение лопасти на всех трех базиподитах задней группы переоподов, укорочение проподитов переоподов и их утолщение в проксимальной части, более интенсивное развитие длинных щетинок на конечностях и боковой поверхности эпимеральных пластинок, укорочение щетки на пальпусе мандибулы и др.

Несколько в стороне стоят *P. cucuschonok* и *P. crassus*, характеризующиеся крупными глазами с оттянутым нижне-передним углом, но уже частично или полностью теряющими темный пигмент; они красные у живых рачков и не всегда заметные у фиксированных. Проподиты переоподов у них несколько вздуты в проксимальной части, базиподиты без спускающейся вниз лопасти. В то же время щетка на пальпусе мандибулы развита довольно хорошо. Паразитические черты более выражены у *P. crassus*, у которого происходит, как и у *P. indiscretus*, заметное укорочение уроподов, а у самок тело сильно вздувается в ширину.

Наконец, последний член обсуждаемой группы, *P. bumammus*, является формой, значительно видоизмененной паразитическим образом жизни. Ему свойственны оригинальная, почти шаровидная форма тела, сильно укороченные антенны, аномально крупные коксальные пластинки (в 5 паре их площадь несравненно больше площади соответствующего базиподита), заметно редуцированные глаза. Также примечательна необычная форма головы, слабое развитие щетинок на придатках тела и эпимеральных пластинках (что вообще-то не характерно для рода); пальпус мандибулы короткий и широкий, щетка короткая, но сложена из длинных щетинок. Что

примечательно, базиподит переопода 5 образует округленную, свисающую вниз лопасть (как у *P. indiscretus*), зато в 6 и 7 парах крыловидный край у самки узкий, даже со слабой вырезкой. При этом, однако, уроподы всех трех пар сходны с таковыми у *P. crassus*.

Приведенный обзор видов этой группы говорит о независимом развитии паразитических черт морфологии у разных ее членов, равно как и невозможности напрямую перекинуть "мостик" от паразитических к свободноживущим формам: *P. bergi* морфологически ближе к исходному типу, чем *P. indiscretus*, однако является более глубоководной и узкоспецифичной в отношении хозяина формой. Думается, что ни один из этих двух видов нельзя рассматривать как предковый для всей группы, хотя можно допустить ее монофилетическое развитие.

Вторая группа видов объединяет *P. pinguiculus, P. vorax, P. sideljowae* и сомнительный вид *Pachyschesis* sp., пока не получивший названия и очень близкий к *P. sideljowae*. При этом *P. sideljowae* имеет архаичные черты морфологии, свойственные свободноживущим гаммаридам, но у него эти черты явно независимы от таковых *P. bergi* и *P. indiscretus* из предыдущей группы. Глаза у *P. sideljowae* небольшие, округлые, но в то же время темные, их пигмент сохраняется при хранении материала в спирте; щетинки на мета- и уросоме развиты слабо; проподиты переоподов удлиненные. Общий габитус тела – так называемый «понтогаммарный», т.е. компактный, но не несущий явно паразитического облика. Вместе с тем, для самок *P. sideljowae* характерно очень обильное опушение гнато-, перео- и уроподов длинными щетинками. Это черта, обычно свойственная зарывающимся в грунт свободноживущим формам. Из байкальских форм она (в совокупности с темными глазами) свойственна представителям рода *Micruropus*. Можно поэтому (хотя и с достаточной степенью риска) полагать, что данная группа пахисхезисов произошла от общих с *Micruropus* предков или от каких-то других, обитавших в древнем Байкале амфипод мягких грунтов.

Общей чертой второй группы пахисхезисов является сравнительно небольшое развитие коксальных пластинок и удлиненные членики переоподов. Довольно четко прослеживается связь между *P. sideljowae* и *P. pinguiculus*. Это видно, в частности, при сопоставлении формы головы, ладоней гнатоподов, меро-, карпо- и проподитов переоподов, коксальных и эпимеральных пластинок. Однако *P. pinguiculus* характеризуется существенно более мелкими размерами, очень короткими уроподами 1 и 2, менее развитыми, точковидными (однако темными!) глазами. Ряд особенностей строения (в том числе большая разница длин ветвей в уроподах 3) наводит на мысль о гипоморфном происхождении *P. pinguiculus*, обитающего на сравнительно небольшом по размерам виде хозяина – *Ceratogammarus cornutus*. Третий вид группы, *P. vorax*, как и *P. sideljowae*, имеет крупные для данного рода размеры тела у самок, но отличается формой и опушением эпимеральных пластинок (углы притуплены, щетинки направлены назад), более стройными базиподитами переоподов, более длинной и тонкой на-

ружной ветвью уроподов 3, сравнительно густыми щетинками на последних сегментах тела, крайне длинными щетинками на вершинах ветвей тельсона, удлиненными ладонями гнатоподов 2, неправильной формой глаза и др. Выводить этот вид непосредственно от *P. sideljowae* нет оснований, и он стоит несколько особняком.

Следующая, третья группа включает всего два вида – *P. lamakini* и *P. bazikalovae*. Их объединяет форма головы (с неширокими, плавно округленными межантеннальными лопастями, выдающимися вперед значительно дальше короткого рострума); относительно длинные антенны со стройнымии, удлиненными члениками стержней и длинным, утонченным антеннальным конусом; короткие коксальные пластинки с вырезанным нижним краем; форма ладоней гнатоподов, базиподитов, мероподитов (существенно расширенных) и проподитов переоподов (недлинных, несколько утолщенных проксимально); узкие эпимеральные пластинки и т.д. При этом более архаичен и более близок к свободноживущим формам *P. lamakini*, для которого также можно предполагать независимо свершившийся переход к паразитизму. У *P. lamakini* крупные глаза с выдающимся нижне-передним углом, правда, обесцвечивающиеся в спирте и формалине[3]. Оригинальной чертой является вооружение уроподов 1 и 2 шипами, сидящими в довольно большом числе не только на вершинах ветвей, но и на их краях, а также вдоль стержня. Шипы присутствуют, кроме того, на уроподах 3 и на тельсоне (на вершинах ветвей и по их внешним краям). У более специализированных пахисхезисов (точнее, у их большинства) шипы полностью заменяются щетинками, за исключением вершин ветвей уроподов 1 и 2. Уроподы 3 у *P. lamakini* с длинной наружной ветвью, ее функциональная длина еще более увеличивается за счет длинных щетинок, сосредоточенных на дистальном конце. Такие уроподы свойственны скорее активным пловцам, чем малоподвижным видам. И действительно, *P. lamakini* способен довольно быстро плавать; после подъема улова на палубу он легко покидает хозяина, что не свойственно большинству форм *Pachyschesis*. Интересно также, что размеры тела у самцов и самок этого вида почти равны; это безусловно является примитивной чертой.

Таким образом, есть все основания считать *P. lamakini* видом, исторически лишь недавно перешедшим к паразитизму. Другой вид группы, *P. bazikalovae*, гораздо более специализирован к этому образу жизни, в большинстве случаев после подъема улова на палубу остается на своем хозяине, имеет небольшие, округлые, красные глаза; шипы на уроподах (кроме вершин ветвей 1-2 пар) и тельсоне совершенно исчезают, вздувшаяся метасома половозрелой самки характеризуется хорошо выраженными промежутками между сегментами, закрытыми тонкими покровами («черепаховидное» устройство кутикулы; см. рис. 68).

---

[3] Несмотря на сходство по форме глаза с *P. bergi* и *P. crassus*, *P. lamakini* невозможно отнести к первой группе видов из-за строения его коксальных пластинок, антенн и по ряду других признаков.

В четвертую группу входят также два вида – *P. acanthogammarii* и *P. karabanowi*. Форма их головы похожа на таковую у *P. bazikalovae* (короткий рострум, выдающиеся, полукруглые межантеннальные лопасти, небольшие округлые глаза, красные у живых особей, обесцвеченные у зафиксированных); однако ряд других особенностей вынуждает рассматривать эти два вида обособленно: короткие стержни антенн (ср. рис. 70 и 72), также короткие уроподы 1-2 и наружная ветвь уроподов 3, гораздо более широкие и короткие меро- и карподиты переоподов и др. Оба вида несут черты достаточно глубоко зашедшей специализации к паразитизму, и, в отличие от предыдущих групп, здесь нет формы, близкой по своей морфологии к свободноживущим амфиподам. Поэтому вероятно, что данная группа произошла от какой-либо из ранее рассмотренных.

Наконец, последнюю, пятую группировку образуют три вида (*P. inquilinus, P. rarus, P. punctiommatus*), характеризующиеся рудиментарными глазами, стройными базиподитами переоподов 5-7 и сопоставимыми с ними по ширине мероподитами, развитым антеннальным конусом, превышающим длину 3 членика стержня антенны 2, притупленными нижнезадними углами 2 и 3 эпимеральных пластинок и некоторыми другими особенностями. Все они достаточно хорошо специализированные паразиты. При этом вид *P. punctiommatus*, населяющий сравнительно небольшого по размерам хозяина *Plesiogammarus zienkowiczii*, также характеризуется мелкими размерами, слабым развитием щетинкового покрова на придатках тела, длинной наружной ветвью уроподов 3 и короткой внутренней. По аналогии с видом *P. pinguiculus*, можно предполагать гипоморфное происхождение *P. punctiommatus* (об этом явлении подробнее см. гл. 5.8.).

Теперь посмотрим, как соотносятся выделенные нами группы видов *Pachyschesis* с видами их хозяев. Как уже сказано, большинство *Pachyschesis* характеризуются строгой специфичностью к виду хозяина (табл. 9). Можно было бы ожидать, что вследствие этого виды паразитов эволюционировали в Байкале совместно со своими хозяевами, то есть наблюдалась бы их коэволюция. В этом случае можно было бы получить убедительное доказательство монофилетического и строго дивергентного характера эволюции всех байкальских амфипод, что нередко утверждается в литературе. Однако сопоставление родственных отношений пахисхезисов и амфипод-хозяев показывает, что их монофилетическая коэволюция отсутствует (см. гл. 1 и табл. 9). Близкородственные виды *Pachyschesis* паразитируют на хозяевах из разных родов, и напротив, виды хозяев, относящиеся к одному роду, населены филогенетически удаленными друг от друга *Pachyschesis*. Исключение составляет лишь четвертая группа (*P. acanthogammarii – P. karabanowi*; оба населяют представителей одного рода *Acanthogammarus*) и в некоторой мере – третья (*P. lamakini – P. bazikalovae*, обитающие на различных, но близко родственных родах, входящих в одно подсемейство Garjajewiinae). Отсутствие коэволюции позволяет предполагать более позднее (и геологически совсем недавнее!) происхождение видоспецифичных паразитов семейства Pachyschesiidae по сравнению с их хозяевами.

Таблица 9

Паразито-хозяинная специфичность видов рода *Pachyschesis*

№	Вид паразита	Вид хозяина	Локализация
1	*Pachyschesis bergi* Bazikalova	*Parapallasea lagowskii*	М
2	*P. indiscretus* sp. n.	*Parapallasea puzyllii nigra*; *Acanthogammarus godlewskii*; *A. lappaceus*; *Carinurus obscurus*	ЖБ, М ЖБ, М ЖБ, М ЖБ, М
3	*P. branchialis* (Dybowsky)	*Parapallasea borowskii*	ЖБ, М
4	*P. cucuschonok* sp. n.	*Abyssogammarus sarmatus echinatus*; *Abyssogammarus sarmatus sarmatus*	М
5	*P. crassus* (Sowinsky)	*Paragarjajewia petersii*	М
6	*P. bumammus* sp. n.	*Parapallasea lagowskii*	ЖБ
7	*P. sideljowae* sp. n.	*Garjajewia cabanisii cabanisii*	М
7а	*Pachyschesis* sp. (aff. *sideljowae*)	*Carinogammarus wagii*	М
8	*P. pinguiculus* sp. n.	*Ceratogammarus cornutus*	М
9	*P. vorax* sp. n.	*Abyssogammarus sarmatus sarmatus*	М
10	*P. lamakini* sp. n.	*Garjajewia cabanisii cabanisii*; *G. dogieli*; *Plesiogammarus zienkowiczii*	ЖБ, М ЖБ ЖБ
11	*P. bazikalovae* Karaman	*Garjajewia cabanisii cabanisii*	ЖБ
12	*P. acanthogammarii* sp. n.	*Acanthogammarus grewingkii*	М, ЖБ*
13	*P. karabanowi* sp. n.	*Acanthogammarus reichertii*	М
14	*P. inquilinus* sp. n.	*Garjajewia sarsi*	М
15	*P. punctiommatus* sp. n.	*Plesiogammarus zienkowiczii*	М
16	*P. rarus* sp. n.	*Ceratogammarus dybowskii*	М

Примечание: М – марсупиум самок, ЖБ – жаберная полость, * – только молодые особи паразита. Жирными горизонтальными линиями разделены филогенетические группы видов *Pachyschesis*.

3.4. Экология и эволюция

Итак, амфиподы семейства Pachyschesiidae являются облигатными симбионтами более крупных видов этой же самой группы животных. Путем изучения содержимого кишечников, состояния жабер хозяев и количества вынашиваемых ими яиц был установлен паразитический характер этих симбиотических отношений. Все виды *Pachyschesis*, за исключением двух, обнаруживают специфичность к хозяину на уровне вида. Помимо этого, у большинства видов (точнее, у их половозрелых самок) отмечено постоянство их локализации на хозяине – в жаберной полости или марсупиуме (см. табл. 9). Виды, локализующиеся в жаберной полости, по-видимому, лишь ненадолго посещают марсупиум хозяина для питания его яйцами, и потому обнаруживаются в нем лишь изредка. В частности, это можно сказать о *P. lamakini*.

Помимо видоспецифичности к хозяевам, виды *Pachyschesis* в ходе своей эволюции приобрели следующие паразитические черты (выраженные, впрочем, в неодинаковой степени у разных видов).

1. Гнатоподы и переоподы в совокупности образовали прикрепительный аппарат, служащий для цепкого закрепления в месте локализации на хозяине. При этом изначально ходильные конечности – переоподы – претерпели смену функции. Подобный процесс, очевидно, является достаточно универсальным у ракообразных при их переходе к паразитизму; в частности, он ярко выражен у изопод подотряда Flabellifera (Авдеев, 1990).

2. Питание яйцами хозяев (оофагия). Для этого не потребовалось существенного преобразования ротового аппарата, какое наблюдается, например, у амфипод *Caspicola knipovitschi* (Derzhavin, 1944) из семейства Caspicolidae, паразита моллюсков в Каспийском море (Бирштейн, Романова, 1968), или у океанических амфипод из рода *Trischizostoma* (семейство Lysianassidae), являющихся эктопаразитами рыб (Виноградов, 1991), а также у многих паразитических изопод, например, у Bopyridae (Müller, 1989). У всех этих перечисленных ракообразных одной из основных паразитических адаптаций является колюще-сосущий тип ротового аппарата. У байкальских *Pachyschesis* ротовой аппарат лишь ослаблен, его придатки развиты менее, чем у других (свободноживущих) амфипод, содержат меньшее количество щетинок и зубцов. Можно поэтому утверждать, что переход к оофагии является для ракообразных специализационным тупиком: ослабленный ротовой аппарат сильно суживает круг возможных дальнейших изменений образа жизни.

3. Карликовость или по крайней мере сильно уменьшенные размеры самцов, в сравнении с самками. Формальным критерием карликовости служит наличие хиатуса между максимальными размерами у самцов и минимальными у половозрелых самок. У *Pachyschesis* наблюдается вся последовательность этапов перехода от полового изоморфизма по размерам к карликовости самцов. Так, у *P. lamakini* средние размеры самцов и самок еще почти равны между собой; весьма умеренный половой диморфизм наблюдается у примитивного вида *P. indiscretus*; в то же время у *P. pinguiculus, P. vorax, P. acanthogammarii, P. inquilinus, P. punctiommatus* и, возможно, у некоторых других видов рода имеются настоящие карликовые самцы.

4. Высокое содержание липидов в теле и яйцах рачков. Происхождение этих обильных липидных включений понятно – они образуются благодаря питанию яйцами хозяев, пищей с повышенным содержанием липидов. Образующиеся запасы липидов позволяют паразиту длительное время голодать, дожидаясь откладки яиц хозяином, а молоди *Pachyschesis* – иметь достаточный запас питательных веществ на время расселения.

5. Высокое содержание пигмента в гемолимфе (у многих видов) и яйцах (у большинства). Цвет пигмента – от голубоватого до темно-фиолетового; это позволяет предполагать, что окраска обусловлена присутствием в значительном количестве гемоцианина. Очевидно, эта особенность является приспособлением к ухудшенному кислородному режиму в жаберной полости или марсупиуме хозяина, в сравнении с обычной байкальской водой. Действительно, многие из исследованных видов *Pachyschesis* демонстрируют повышенную устойчивость к нехватке кислорода

при содержании в емкостях малого объема (даже в чашках Петри) после их отлова. Установлено, в частности, на примере моллюсков (Алякринская, 1989), что устойчивость животных к дефициту кислорода повышается с увеличением содержания гемоцианина в гемолимфе. По-видимому, не случайна и наибольшая концентрация фиолетового пигмента в яйцах *Pachyschesis*, что представляется необходимым для обеспечения высокого сродства к кислороду и нормального газообмена во время эмбрионального развития.

6. Увеличение суммарной плодовитости, достигаемое посредством сильного разрастания марсупиума и непрерывным продуцированием яиц. Взрослые самки пахисхезисов со вздувшимся марсупиумом у наиболее продвинутых видов приобретают вид шарика; при наличии вынашиваемых в марсупиуме яиц в гонадах этих рачков просматриваются созревающие ооциты новой порции. Однако эволюция не пошла по «классическому» для многих паразитических организмов пути увеличения числа яиц. Яйца большинства *Pachyschesis* крупные, и лишь у отдельных видов они относительно мелкие и многочисленные. Крупные яйца, богатые питательными веществами, обеспечивают ими молодой организм не только при эмбриогенезе, но и в период от выхода из яйцевой оболочки до нахождения хозяина, способного накормить паразита.

Жизненный цикл пахисхезисов во всех деталях пока неизвестен. А.Я. Базикалова (1945) предполагала, что после линьки хозяина паразит остается в сброшенном экзувии и вынужден отыскивать себе нового хозяина. Возможно, это и справедливо для наиболее подвижных форм, например, для *P. lamakini* и *P. indiscretus*, легко покидающих хозяина. Однако для большинства видов *Pachyschesis* активный поиск исключается ввиду их малоподвижности, а также низкой плотности населения хозяев – нектобентических, в основном глубоководных амфипод. Для примера, расчетная плотность населения *Acanthogammarus grewingkii* для Селенгинского района составляет всего 2-4 экз./100 м^2 (Тахтеев, Механикова, 1996). Это в районе, где данный вид особенно массовый; в других районах его плотность еще ниже. Конечно, можно предполагать, что заражение новой особи происходит во время поедания амфиподами линочных шкурок своих собратьев, но тогда невозможно объяснить установленную для большинства *Pachyschesis* облигатную паразито-хозяинную специфичность.

Как я полагаю, при линьке хозяина паразит успевает вовремя покинуть экзувий и сохраняет «место жительства». В этом отношении байкальские *Pachyschesis* могут быть аналогичны морским изоподам Bopyridae; на примере вида *Probopyrus pandalicola* (Packard) с использованием видеонаблюдений сделан вывод о том, что в 97,3% случаев паразиты после линьки хозяина – креветки *Palaemonetes pugio* – оставались в его жаберной полости (Cash, Bauer, 1993). Для расселения *Pachyschesis* служат самцы хозяина, заражение которых может происходить при копуляции, а для питания – яйценосные самки. При этом у одних видов расселяться может толь-

ко молодь (например, у *P. acanthogammarii*), а у других – и молодь, и половозрелые рачки (как у *P. bazikalovae*).

Как известно из литературы (Цветкова, 1975), определение пола у гаммарид происходит в постэмбриональный период и во многом под влиянием условий окружающей среды. Так, при малой продолжительности светового дня (8 ч.) у *Gammarus duebeni* увеличивается количество самок, при большой (16 ч.) – самцов (Bulnheim, 1991). В отношении определения пола у *Pachyschesis* можно сделать два альтернативных предположения, в пользу которых говорит сдвинутое в сторону самок соотношение полов, а также наличие в некоторых случаях (*P. acanthogammarii*) особей с недифференцированным полом.

А. Фенотипическое окончательное определение пола, аналогичное таковому у многих морских паразитических изопод (Müller, 1989; Yociss et al., 1995). При этом первый молодой рачок, попавший на самку хозяина, вырастает в самку, а второй превращается в самца, быстро догоняет ее в развитии и оплодотворяет. Затем самец либо погибает, либо переносится на другую особь хозяина и оплодотворяет другую самку. В пользу этого варианта говорит наличие на хозяине в большинстве случаев либо одной самки, либо самки и самца, либо одной самки, самца и молодых особей с недифференцированным полом. Случаи совместной встречаемости двух половозрелых самок крайне редки. Они регистрировались в виде исключения у *P. bazikalovae*. Такие факты можно объяснить переносом с другого экземпляра хозяина особей с уже дифференцированным полом.

Б. Возможное наличие у части видов пахисхезисов протерандрического гермафродитизма. В этом случае процесс начинается по той же схеме, но самец, оплодотворив самку, дедифференцируется по полу и затем после попадания на другую особь хозяина, не зараженную самкой, развивает яичники и инкубационную камеру. Развитие со сменой пола при смене хозяина характерно, например, для изопод семейства Cabiropsidae, паразитирующих в марсупиумах изопод-бопирид (Рыбаков, 1990); для изопод *Notophryxus clypeatus* Sars, паразитирующих на мизидах (Brandt, 1993). Преимущество протерандрического гермафродитизма заключается в создании наиболее экономичной структуры популяции, когда каждая особь в случае выживания способна произвести потомство. Вероятно, это довольно распространенное явление среди симбиотических животных, населяющих сообщающиеся со внешней средой полости своих хозяев. Так, его существование предполагается у полихет – сожителей морских уточек (Бритаев, Мэмми, 1989). Однако если протерандрия имеет место у *Pachyschesis*, то не у всех. Необходимое условие для выдвижения предположения о ней – наличие у вида карликовых самцов, когда размерные диапазоны самцов и самок не перекрываются. По-видимому, она исключается для *P. indiscretus, P. lamakini, P. sideljowae* и других видов, у которых самцы не достигли состояния карликовости.

Впрочем, иногда второй вариант может не исключать первого: протерандрический гермафродитизм может быть лишь частичным и затраги-

вать только часть особей. Такие случаи имеют место у морских симбиотических ракообразных (Bauer, 1986; Nakashima, 1995); при этом в популяциях наблюдается, по сути, половой полиморфизм, когда в них присутствуют и самцы с окончательно определившимся полом, и самцовые стадии протерандрических гермафродитов.

По-видимому, онтогенез пахисхезисов, включающий периоды голодания, протекает медленно, чему способствуют их малая подвижность и низкая температура глубинных вод Байкала.

Представляется интересным определить место *Pachyschesis* в разнообразном мире симбиотических ракообразных и произвести их сравнение с морскими симбионтными Crustacea (комменсальными и паразитическими). Среди различных групп ракообразных можно обнаружить все этапы перехода от свободноживущего образа жизни к факультативному комменсализму и паразитизму, а затем – к облигатному. При этом ракообразных можно подразделить на две группы по локализации на своем хозяине. Первая группа (условно называемая здесь *покровными* симбионтами) включает виды, адаптированные к обитанию на открытых поверхностях тела хозяина, подвергающиеся прямому воздействию внешней среды, в том числе гидродинамическому – во время активного передвижения хозяев. Их адаптации направлены в первую очередь на закрепление на хозяине тем или иным способом – с помощью цепких конечностей, либо ротовыми придатками, а в отдельных случаях даже «прорастанием» паразита во внутреннюю среду хозяина[4]. К числу этих животных относятся, например, тантулокариды (Tantulocarida), относительно недавно описанный класс в составе надкласса Crustacea (Boxshall, Lincoln, 1983, 1987). Это очень мелкие ракообразные, локализующиеся на спинной и боковых сторонах тела хозяина, а порой и на его конечностях. Тело самки тантулокарид превращается в мешок, набитый яйцами. Первоначально эти животные были описаны в качестве паразитов танаидацей, изопод, кумовых, остракод и копепод (Boxshall, 1988); позже они были встречены и на амфиподах семейства Phoxocephalidae (Boxshall, Vader, 1993). К этой же большой экологической группе можно отнести паразитирующих на рыбах изопод, например, из семейства Cymothoidae (Müller, 1989); из амфипод – китовых вшей (Cyamidae); эти животные гораздо менее видоизменены паразитизмом, но характеризуются мощным прикрепительным аппаратом из переоподов для удержания на коже быстро плавающих хозяев.

Другую группу, не ограниченную рамками Crustacea, условно назовем *полостными* симбионтами. Это комменсальные или паразитические животные, поселяющиеся в различных полостях своего хозяина, в большей или меньшей мере сообщающихся со внешней средой, но все же являющихся укромными убежищами для квартирантов. Перечень таких полостей

[4] Конечным этапом этого процесса становится переход к эндопаразитизму, например, у ряда копепод, с превращением тела самки в мешковидное образование, совершенно потерявшее облик ракообразного.

разнообразен: порово-канальная система губок, амбулакральная система иглокожих, мантийная полость моллюсков, гастроваскулярная система полипов, медуз и сифонофор, околожаберная полость туникат, трубки полихет и форонид, и т.д. Имеются случаи квартирантства совместно с раком-отшельником в его раковине. Особенно привлекательными для комменсалов и паразитов оказываются жаберные полости и выводковые камеры высших ракообразных. Для речных раков водоемов Украины Е.Г. Бошко (1987) приводит 44 вида симбионтных организмов из самых различных таксономических групп, с разной степенью связи с хозяином, и еще 58 свободноживущих видов, более или менее часто встречающихся у раков. Многие из этих квартирантов связаны с жаберной полостью хозяина.

У высших ракообразных (Malacostraca) полостные эктопаразиты и эктокомменсалы известны среди амфипод, изопод, мизид, креветок, крабов. Многие из них населяют жаберные или марсупиальные полости других ракообразных. По числу подобных представителей лидируют изоподы, встречающиеся на мизидах (Brandt, 1993; Yociss et al., 1995), креветках и иных десятиногих (Гинецинская, Добровольский, 1978; Müller, 1989; Markham, 1990; Рыбаков, Авдеев, 1991; Cash, Bauer, 1993; Ghani, Tirmizi, 1993; Иванов, Соколов, 1997, и др.), также на других изоподах (Рыбаков, 1990; Franke, 1993). Из других отрядов следует упомянуть крабов (семейство Pinnotheridae), обитающих на декаподах (Василенко, 1990).

Амфиподы как полостные комменсалы и паразиты – в целом нечастое явление в природе. Помимо байкальских *Pachyschesis*, из известных примеров можно назвать каспийские виды *Cardiophilus baeri* и *Caspicola knipovitschi* (обсуждаемые ниже). В качестве экзотического примера фигурирует нахождение симбиотических амфипод в буккальной полости морской черепахи *Chelona mydas* (Barnard, 1966). Наибольшее количество видов интересующей нас группы известны как паразиты организмов желетелого морского планктона, относящиеся к подотряду Hyperioidea (Виноградов, 1988a, 1990, 1992). Для сравнения направлений эволюции *Pachyschesis* и гипериид мною просмотрены несколько видов последних, любезно переданные мне Г.М. Виноградовым. Ввиду сравнительно небольшого количества известных на данный момент морских полостных (паразитических и комменсальных) амфипод я посчитал возможным сопоставить байкальских *Pachyschesis* с аналогичными представителями двух других отрядов высших ракообразных – Decapoda и Isopoda.

Мною просмотрены два вида **крабов-горошинок** (Pinnotheridae) из коллекционных фондов Зоологического института РАН (отдел ракообразных, сборщик А.Н. Голиков), собранные в районе острова Кунашир (Курильская гряда). В составе этого семейства известны как свободноживущие виды, так и комменсальные (последних большинство), связанные с различными группами беспозвоночных – кишечнополостными, полихетами, сипункулидами, моллюсками, иглокожими, кишечнодышащими и асцидиями (Василенко, 1990). Этикетки не содержали видового названия,

поэтому определение произведено мною по ключу и описаниям С.В. Василенко (1990).

Первый вид – *Pinnaxodes mutuensis* Sakai, 1939 (♂) – собран тралом Сигсби на гравийно-галечном грунте с глубины 11-12 м. Он известен как комменсал двустворчатых моллюсков, обитающий в их мантийной полости, причем у хозяев встречаются в основном самки, а самцы, по-видимому, кочуют из одной особи моллюска в другую (Василенко, 1990). При анализе морфологии констатировано, что у этого вида адаптации (или преадаптации?) к симбионтному образу жизни находятся на начальной стадии выраженности. Помимо небольшого компактного тела, к их числу, по-видимому, можно отнести короткие глазные стебли (спереди и сверху глаза смотрятся просто как выпуклые, а не стебельчатые) и крепкие, изогнутые на конце когти (однако при этом они довольно длинные, лишь немного короче проподитов).

Второй вид – *Sakaina yokoyai* (Glassel, 1933) (♂) – собран на глубине 8 м, на скалах с валунами, покрытыми водорослями *Agarum cribrosum*. В работе С.В. Василенко (1990) указано его обитание в друзах мидий, а в целом для данного рода характерно присутствие как свободноживущих видов, так и комменсалов моллюсков. У *Sakaina yokoyai* обращают на себя внимание: мелкие размеры карапакса (3-5 мм); толстые хелипеды (их пальцы короткие и также толстые, оба равной длины); еще более «сидячие» глаза (их стебли даже снизу почти не видны); значительно укороченные (менее ½ длины проподита), но крепкие когти.

Добавим, что для клешней вида *Pinnixa rathbunae* Sakai, 1934, согласно описанию и рисункам С.В. Василенко (1990), характерен сильно укороченный неподвижный палец, что делает их весьма похожими на подклешневидные переоподы *Pachyschesis*.

Таким образом, у пиннотерид морфологические черты, связанные с их симбиозом (нередко еще факультативным), «рассеяны», т.е. проявляются слабо, не образуя единого комплекса морфоадаптаций, и у разных видов выражены в различной степени (возможно, за исключением коротких глазных стеблей), и общее направление морфологических адаптаций выделить сложно, поскольку они находятся еще в начальной стадии развития.

Теперь сопоставим *Pachyschesis* с морскими **изоподами**, паразитирующими на других ракообразных. Мною были просмотрены три вида изопод – паразитов креветок из фондов Зоологического института РАН. Два из них относятся к семейству Bopyridae: *Probopyrus latreuticola* (Giss.) (опр. H. Richardson) из мелкой креветки длиной 11 мм, и вид, оставшийся неопределенным, извлеченный из креветки с длиной тела около 10 см. Несмотря на различие в размерах хозяев, оба вида паразитов характеризуются одними и теми же морфологическими адаптациями. Самка бопириды локализуется под карапаксом хозяина, в его жаберной полости. В месте локализации паразита у креветки возникает округлая опухоль. В опухоли самка сидит брюшной стороной кнаружи, тело ее становится асимметричным: его левый или правый край – более выпуклым (очевидно, «левая» или

«правая» асимметрия определяется соответственно лево- или правосторонней локализацией паразита). Асимметрия наблюдается и во внутреннем строении: сильно вздутые, видимые с брюшной стороны яичники самки имеют различную форму – у *P. latreuticola* левый более широкий (достигает 2/3 ширины брюшной стороны тела), правый колбасовидный, слегка изогнут вдоль левого. Конечности с правой стороны оттеснены вздутым правым яичником на спинную сторону тела, развиты слабее конечностей левой стороны. В целом переоподы у обоих видов короткие, с утолщенными и сильно укороченными члениками. По-видимому, они совершенно потеряли свое функциональное значение как для ходьбы, так и для прикрепления и остаются лишь «украшением» боковых сторон тела. Антенны рудиментарные. Глаза не видны.

Между брюшной стороной тела самки и внутренней поверхностью карапакса хозяина располагается сильно вздутый, также асимметричный марсупиум паразита, наполненный большим количеством очень мелких яиц. Оостегиты не замыкаются снизу, а только прикрывают вынашиваемые яйца по периметру сбоку, в виде оторочки, а нижнюю стенку марсупиума образует внутренняя сторона опухоли карапакса. В яичниках у одного из видов (*P. latreuticola*) видна новая порция яиц, более мелких, чем находящиеся в марсупиуме. Можно полагать, что кладки, как и у *Pachyschesis*, продуцируются паразитом одна за другой. У этого же вида в марсупиуме среди яиц имелся *карликовый самец*. Тело его прогонистое, симметричное, типично изоподного (непаразитического) облика; видны темные точечные глаза. Очевидно, взрослые самки ведут неподвижный образ жизни, самцы же могут перемещаться по опухоли.

Третий вид – *Phryxus abdominalia* (Kröyer) (опр. S.I. Smith), снят с креветки длиной 45 мм, с ее нижней стороны тела после первой пары брюшных конечностей. Несмотря на различие в локализации, все основные черты оказались сходными с таковыми у двух предыдущих видов. Самец карликовый (2,5 мм), с заметными глазами, имеет облик свободноживущей изоподы. У самки с длиной тела 4,5 мм огромный разросшийся марсупиум (с диаметром 5 мм!), смещенный на левую сторону и даже отчасти вверх. Объем марсупиума превышает объем тела, в нем огромное количество мелких яиц диаметром 0,25-0,30 мм. Переоподы с правой стороны тела нормальной длины, с подклешневидными (!) проподитами и короткими, крепкими, изогнутыми когтями (как у *Pachyschesis*), а с левой стороны не видны и, очевидно, редуцированы, будучи «прижатыми» смещенным на бок марсупиумом. Голова и плеотельсон маленькие, глаза не видны, антенны редуцированы.

На основе просмотренного материала, а также имеющихся литературных источников (Müller, 1989; Рыбаков, Авдеев, 1991; и др.) можно сделать заключение, что морские паразитические изоподы обнаруживают очень сходные тенденции в морфологических преобразованиях с пахисхезисами. Они касаются укорочения переоподов, гипертрофированного развития марсупиума самок, карликовости самцов и ряда других черт. В каче-

стве отличия можно отметить мелкие размеры яиц у изопод и крупные – у *Pachyschesis*, что говорит о разных генеративных стратегиях этих животных. В целом изоподы (Bopyridae) продвинулись по пути паразитических адаптаций заметно дальше пахисхезисов.

Далее, были просмотрены семь видов **амфипод-гипериид**, ассоциированные с пелагическими желетелыми (определения Г.М. Виноградова). Ниже я привожу их наиболее существенные морфологические особенности – разумеется, не с целью продублировать имеющиеся в литературе описания, а для иллюстрации моих заключений о наличии или отсутствии конвергентных черт с байкальскими паразитическими амфиподами.

1. *Vibilia armata* Bovallius, 1887 (Hyperiidea: Physocephalata: Vibilioidea: Vibiliidae), 10 экз., Индийский океан, НИС «Витязь» (новый), 17 рейс, ст. 2773, 25.12.1988, 31°S, 46°E, трал Айзекса-Кидда-Самышева-Асеева (ТАКСА), горизонтальный лов на глуб. 1150 м. Обычны на сальпах.

Тело рачков не толстое. Голова сверху выпуклая, с очень коротким рострумом. Глаза коричневые, крупные, высокие, их нижне-задний угол скошен, и потому передний край выше заднего. Похожие глаза (их можно назвать глазами *гипериидного типа*) имеются у *Pachyschesis cicuschonok, P. crassus, P. lamakini* и (в стадии формирования) у *P. bergi*. Антенны 1 короткие (как и у всех гипериид). Гнатоподы слабые; переоподы 3-7 с длинными изогнутыми проподитами и также длинными, очень тонкими (нитевидными) и слабо изогнутыми дактилюсами. Подобия subchelae переоподы не образуют. Базиподиты 5-6 пар удлиненные, крыловидный край узкий, прямой, развит равномерно на всем протяжении, без щетинок. Переопод 7 значительно короче 5-6; крыловидный край базиподита книзу расширяется и образует лопасть по типу таковой у байкальского пелофила *Macropereiopus florii*, но не несет щетинок. Эпимеральные пластинки сегментов метасомы короткие и широкие. Плеоподы с короткими и очень толстыми базиподитами, их ветви также короткие. Уроподы развиты нормально.

В целом у данного вида паразитические или комменсальные черты почти не выражены, а крупный глаз свойственен большинству гипериид.

2. *Phronima sedentaria* (Forskål, 1775) (Hyperiidea: Physocephalata: Phronimoidea: Phronimidae), 4 экз. (♀♀), из того же сбора.

Как указывает Г.М. Виноградов (личное сообщение), эти рачки поселяются на сальпах и выедают их до состояния домика, в котором впоследствии живут, таская его на себе, и питаются разнообразно – поедают диатомей или охотятся на мелких животных. Судя по такому описанию образа жизни, это не паразиты, а паразитоиды, способные к тому же менять тип питания. У самок 1-6 сегменты мезосомы широкие, следующие пять сегментов – узкие и длинные. Тело крупное (длина около 3 см). Коксальные и эпимеральные пластинки очень короткие. Голова очень крупная и высокая, напоминает голову саранчовых (по форме – также маску стрекоз); межантеннальные лопасти длинные, узкие, плавно закругленные, на них помещаются округлые, выпуклые, светло-коричневые (у фиксированных экземпляров) глаза; над межантеннальной лопастью – короткие антенны 1, по-

хожие на таковые у короткоусых насекомых, отогнутые назад и в стороны; все ротовые части располагаются впереди межантеннальных лопастей, направленные вниз относительно тела, но вперед – относительно головы (тенденция к занятию ротовым аппаратом терминального положения). Гнатоподы в виде клешни Decapoda, их подвижный палец (дактилоподит) лишь немного короче проподита и более чем вдвое длиннее неподвижного (оба вытянуты вперед). Переоподы 3-7 с длинными (стержневидными) базиподитами, на дистальном конце которых имеется более или менее развитый зубец. В переоподах 3-4 проподиты и когти тонкие, последние – изогнутые, подобны лезвию косы. Переопод 5 образует сильно развитую (гораздо сильнее, чем в гнатоподах) клешню декаподного типа со вздутым проподитом; пальцы клешни несколько скошены вбок, подвижный лишь немного длиннее неподвижного, значительно изогнут, так что концы пальцев пересекаются почти перпендикулярно друг другу. Переоподы 6-7 с прямыми тупыми дактилюсами, равными около ½ длины проподита. Уроподы 1-3 с длиными, тонкими, дорсовентрально уплощенными стержнями и значительно более короткими ветвями, совершенно голые.

В целом данный вид являет собою очень своеобразную жизненную форму, в морфологии хорошо выражены хищнические черты. С представителями *Pachyschesis* он не имеет практически ничего общего.

3. *Oxycephalus clausi* Bovallius, 1887 (Hyperiidea: Physocephalata: Platysceloidea: Oxycephalidae), 2 экз. (♀♀), из того же сбора. Связаны с пелагическими желетелыми.

Это рачки с удлиненным телом (до 30 мм). Мезосома не толстая, но довольно высокая; границы между сегментами очень четкие (с понижениями). Сегменты метасомы длинные. Сегменты мета- и уросомы, а также тельсон с отчетливым продольным килем. Голова острая, напоминает форму кабины скоростного самолета ТУ-144: имеется длинный клювовидный рострум, под ним – короткие антенны, за рострумом – выцветшие от фиксации глаза практически во всю ширину головы, лишь по ее дорсальной поверхности проходит узкая полоска, лишенная фасеток. Гнатоподы устроены по типу декаподной клешни, подвижный палец крючковидно загнут на конце, несколько длиннее неподвижного; проподиты во 2 паре значительно крупнее, чем в 1. Переоподы 3-4 со стержневидными, 5-7 – с очень широкими (пластинчатыми) базиподитами, значительно суживающимися дистально, причем в 7 паре прочие членики очень тонкие, сама конечность короткая, хотя базиподит по размеру почти такой же, как в 6 паре; проподиты изогнутые, когти недлинные, почти прямые, очень тонкие (игловидные). Эпимеральные пластинки образуют зубец посредине нижнего края. Плеоподы очень короткие. Уроподы 1 с длинными, крепкими стержнями, уроподы 2 отсутствуют; уроподы 3 короткие, прикрыты сверху длинным, плоским, треугольным тельсоном. Уроподы и тельсон голые.

Таким образом, облик этих животных явно обусловлен необходимостью вбуравливаться в ткани своего хозяина, и общих черт с марсупиальными паразитами *Pachyschesis* у них также почти нет.

4. *Lanceola sayana* Bovallius, 1885 (Hyperioidea: Physosomata: Lanceoloidea: Lanceolidae), 1 экз. (♀ с яйцами), из того же сбора. Обитает на медузах и сифонофорах.

Тело толстое, мягкое, с довольно объемным марсупиумом. Длина тела около 12 мм. Голова почти вся спрятана в 1 сегменте мезосомы, ее недлинный тупой рострум немного выдается из-под верхнего края 1-го сегмента, который также слегка отянут вперед, в результате чего образуется как бы двойной рострум. Плавно округленные межантеннальные лопасти также выдаются вперед из-под края 1-го сегмента мезосомы (чуть далее рострума), на них располагаются небольшие овальные глаза, почти депигментированные. Антенны 1 более чем вдвое короче антенн 2, ножевидной формы («лезвие» обращено кверху). Антенны 2 состоят только из члеников стержня, направлены вперед. Ротовые части значительно выступают снизу под головой.

Гнатоподы 1 короткие, с широкими бази- и карпоподитами, проподиты треугольные, на дистальном (остром) углу «треугольника» сидит очень короткий, прямой, игловидный дактилюс. Гнатопод 2 устроен аналогично переоподам последующих пар и особенно сходен с 3 парой: широкие базиподиты, заметно суженные дистально проподиты и недлинные тонкие когти. Базиподит переопода 4 также широкий, в 5-7 парах – стержневидный, с параллельными краями. Прочие членики длинные, изогнутые; когти очень тонкие и короткие, в 5 и 6 парах когтей нет. Переопод 6 – самый длинный, характерны очень длинные проподиты.

Эпимеральные пластинки развиты нормально, округленные, с немногочисленными короткими щетинками по краю. Уроподы 1-3 сильно уплощены дорсовентрально, стержни их в сравнении с другими просмотренными видами короткие. Тельсон длинный, треугольный.

Итак, у этого вида имеются некоторые сходные с *Pachyschesis* черты – по габитусу тела (толстое), строению головы (округленные межантеннальные лопасти; голова отчасти спрятана под 1 сегментом мезосомы – нечто похожее наблюдается у *P. bumammus*), длине антенн. Но о полном тождестве жизненной формы говорить не приходится; в частности, у *L. sayana* когти совершенно не цепкие.

5. *Scina crassicornis* (Fabricius, 1775) (Hyperioidea: Physosomata: Scinoidea: Scinidae), 7 экз., Индийский океан, НИС «Витязь», 17 рейс, ст. 2774, 25.12.1988, 31°S, 46°E, ТАКСА, горизонтальный лов на глуб. 50 м. Этот вид также связан с пелагическими желетелыми.

Сегменты тела низкие и широкие, марсупиум самок слегка выдается с брюшной стороны. Рострума в его «классическом» виде нет, лобный край спускается вниз между антеннами 1, огибает голову спереди и загибается назад, доходя даже до ротовых частей. Антенны 1 длинные, примерно равны длине тела, причем наибольшую часть их составляет 2-й членик стержня, отчего антенна похожа на скафоцерит креветок. Антенны 2 тонкие, довольно длинные, подогнуты вниз (соотношение толщины A1/A2 – как у амфипод-корофиид). В гнатоподах проподиты не образуют ладоней,

узкие, мохнатые, когти длинные, тонкие, слабо изогнутые у дистального конца. Переоподы длинные (особенно 5 пара) и тонкие, в том числе их проподиты; когти почти нитевидные, слегка изогнутые. Эпимеральные пластинки очень низкие. Плеоподы сильно развиты. Уроподы длинные, стройные, голые, все 3 пары простираются назад примерно до одного уровня. Тельсон маленький, расположен в основании уроподов 3 в виде тонкой узкой пластиночки.

Таким образом, эта жизненная форма, очевидно, адаптирована к активному, быстрому плаванию, органы прикрепления к хозяину у нее не развиты, и общих черт с представителями *Pachyschesis* нет.

6. *Hyperia medusarum* (Müller, 1776) (Hyperiidea: Physocephalata: Phronimoidea: Hyperiidae), 7 экз. (♀♀ и ♂♂), Тихий океан, НИС «Академик Мстислав Келдыш», 22 рейс, ст. 2331, 19.08.1990, 48°N, 170°E, ТАКСА, лов 1000-0 м. Классический симбионт медуз.

Тело компактное. Сегменты мезосомы короткие и толстые. Сегменты метасомы нормальной длины, но также довольно толстые. Голова вздутая, высокая, с вертикальным лбом, практически всю ее поверхность занимают огромные глаза, вплотную смыкающиеся друг с другом на дорсальной стороне головы. Антенны 1 и 2 у самок короткие (короче, чем у *Pachyschesis*), у самцов – нитевидные и очень длинные. Гнатоподы слабые. Коксальные пластинки очень маленькие. Переоподы 3-7 с довольно высокими и широкими (овальными) базиподитами, налегающими один на другой из-за малой длины сегментов; проподиты длинные, тонко-цилиндрические, изогнутые; когти короткие и тонкие. Эпимеральные пластинки развиты нормально, довольно высокие (в том числе в 1 паре), голые, с тупыми нижнезадними углами. Уроподы 1-3 также голые, их стержни длинные и плоские, ветви существенно короче стержней, тоже сплющены дорсовентрально. Тельсон треугольный, с приостренным дистальным концом.

Таким образом, у этого вида имеется значительное сходство с *Pachyschesis* по ряду признаков (толстая мезосома, крупные глаза, короткие антенны самки, устройство базиподитов переоподов и эпимеральных пластинок). Однако когти у *H. medusarum* хотя и острые, но тонкие и слабые. Как было показано Г.М. Виноградовым (1988а) на примере близкого вида *H. galba* (Montagu), также паразита медуз, эти рачки подразделяются на три различных жизненных формы, к которым относятся соответственно личинки, самки и самцы, образ жизни которых различен. Важно также, что у самок *Hyperia* слабо развит марсупиум; личинки из него выходят недоразвитыми в сравнении с другими амфиподами, и их развитие продолжается в мезоглее медузы-хозяина, что кардинально отличает этих рачков от байкальских паразитов-оофагов.

7. *Paraphronima crassipes* Claus, 1879 (Hyperiidea: Physocephalata: Vibilioidea: Paraphronimidae), Тихий океан, НИС «Академик Мстислав Келдыш», 22 рейс, ст. 2331 (см. выше), лов 1000-0 м (2 экз.) и ст. 2324, 11.08.1990, 53°N, 162°E, ТАКСА, лов 450-0 м (1 экз.). Связаны с пелагическими желетелыми.

Тело удлиненное и умеренно расширенное. Сегменты мезосомы короткие и невысокие, в 2 раза меньше головы по высоте (!). Сегменты метасомы и эпимеральные пластинки развиты нормально, последние во всех трех парах плавно округленные, без углов. Голова крупная, почти шаровидная, лишь слегка сжата с боков, всю ее поверхность занимают смыкающиеся на спинной стороне глаза с коричневыми, редко расставленными фасетками.

Антенны 1 без жгутов, короткие, напоминают усики слепней; последний членик стержня вальковидный; расположение антенн 1 – терминальное. Антенны 2 более длинные и тонкие, далеко отставлены от основания антенн 1 и расположены на нижне-заднем (!) углу головы; там же находятся и ротовые части, развитые очень слабо. Антенны 2 заходят вперед лишь чуть далее переднего края головы. Коксальные пластинки редуцированы (!). Гнатоподы короткие (кроме базиподитов); проподит во 2 паре обычного переоподного строения, в 1-й – в виде сильно сдавленной subchela с выраженным углом пальмарного края; однако дактилоподит длинный, лишь слабо изогнутый, широкий в проксимальной половине; к пальмарному краю он не прижимается и полуклешню не образует. Жаберные мешки короткие, узко-овальные.

Переоподы со стержневидными базиподитами почти равной длины, вместе с базиподитами гнатоподов 1-2 образуют ровный «частокол». Все членики пероподов плавно сочленяются друг с другом, выдающихся углов не образуют. Проподиты тоньше карпоподитов, изогнуты в виде лезвия косы и, очевидно, берут на себя функцию цепкого прикрепления, свойственную обычно когтям. Сами же коготки сидят на концах проподитов в виде очень маленького острого «наконечника». Псевдокогти (проподиты) передних и задних пар переоподов направлены навстречу друг другу и вместе формируют паразитический прикрепительный аппарат (примерно как у *Pachyschesis lamakini*).

Плеоподы с очень толстыми, бочонковидными базиподитами и недлинными ветвями. Уроподы с длинными плоскими стержнями, 1 и 2 пары простираются до одного уровня, 3-я несколько дальше. Тельсон рудиментарный, очень маленький, полукруглый.

В целом жизненная форма этого вида очень своеобразная, и, кроме гипертрофированных глаз и прикрепительного аппарата из переоподов (в котором, однако, функция когтей переходит к проподитам) ничем не напоминает *Pachyschesis*. Очевидно, *Paraphronima crassipes* – хорошие пловцы, адаптированные при этом к временному закреплению на хозяине.

Итак, рассмотрев несколько разных видов гипериид, можно заключить, что, несмотря на связь всех их с желетелыми пелагобионтами, жизненные формы этих рачков очень различны, и ни одну из них невозможно напрямую аналогизировать с *Pachyschesis*. У гипериид могут лишь развиваться отдельные общие особенности с пахисхезисами (толстое тело, крупные глаза, короткие антенны, закругленные межантеннальные лопасти и т.д.), которые не коррелируют друг с другом. Эволюционные пути гипе-

риид и *Pachyschesis* совершенно различны, а отдельные сходные морфологические черты могут быть охарактеризованы как свойственные в целом для ракообразных, переходящих к полостному симбиозу (паразитизму). Что касается выраженности паразитических адаптаций, то у гипериид они зашли несколько дальше, чем у пахисхезиид, и можно с определенной осторожностью утверждать, что паразитизм первых имеет существенно больший возраст, чем у вторых.

Наконец, затронем небайкальских **амфипод-гаммарид**, имеющих более-менее сходный с *Pachyschesis* образ жизни. Здесь я был вынужден довольствоваться только литературными данными.

Некоторое сходство с *Pachyschesis* имеют амфиподы семейства Dexaminidae, подсемейства Polycheriinae, известные как комменсалы губок и колониальных туникат (например, *Amaroucium*) (Bousfield, Kendall, 1994). Они обитают в ямках, проделанных в поверхностных тканях хозяина. С некоторыми пахисхезисами представителей рода *Polycheria* объединяет расширенная мезосома, форма головы со слабым рострумом, крупные глаза с редко расставленными фасетками и, что важно, подклешневидное строение переоподов. В то же время самцы (у тех видов, у которых они известны) почти не уступают по размерам самкам, коксальные пластинки очень короткие, базиподиты переоподов узкие, уроподы 1-2 (часто также и 3) обильно снабжены шипами; имеется и ряд других существенных различий, говорящих о менее выраженной, чем у *Pachyschesis*, морфологической специализации.

Цепкие подклешневидные переоподы свойственны и многим другим морским амфиподам, среди которых В. Вадер (Vader, 1983) выделяет две основные группы: пелагические хищники (батиальные и абиссальные Lysianassidae) и симбионты (associate) более крупных ракообразных. В. Вадер отмечает, что подобным образом устроенные переоподы необходимы видам, хозяева которых проявляют «гигиеническое» поведение[5], т.е. регулярно проводят чистку самих себя и в том числе пытаются избавиться от паразитов. В то же время они имеются и у некоторых амфипод, обитающих на губках, туникатах и водорослях, т.е. не являются аттрибутом одних лишь паразитов и комменсалов ракообразных. В этих случаях объяснение, связанное с «гигиеническим» поведением, неприменимо. На мой взгляд, подклешневидные переоподы в ряде случаев нужно рассматривать как

[5] Мне не удалось подобрать в русском языке краткого аналога характеризующего это поведение английского слова “grooming”. Р.Т.Бауер (Bauer, 1989b) отмечает крайне интересный момент: гигиеническое поведение декапод часто даже необходимо для нормальной жизнедеятельности населяющих их ракообразных-паразитов (корнеголовых раков и изопод-бопирид). Паразит проявляет мимикрию и в результате не только не изгоняется хозяином, но и чистится им как часть своего тела или как один из вынашиваемых им эмбрионов. В этой связи удовлетворительную адаптивную интерпретацию получает наблюдающееся нередко переопределение пола у зараженного самца: превращение его в самку выгодно паразиту, так как grooming-поведение, связанное с очисткой эмбрионов, наблюдается только у самок.

преадаптацию к паразитическому образу жизни, которая возникает совсем по иным причинам, но впоследствии оказывается полезной для перехода к паразитизму.

Среди прочих амфипод с подклешневидными переоподами фигурирует каспийский вид *Iphiginella acanthopoda* Sars, 1896. Он встречается в свободном состоянии в различных частях Каспия (Бирштейн, Романова, 1968), однако ряд авторов (А.Л. Бенинг, Ф.Д. Мордухай-Болтовской и др., цит. по Vader, 1983) отмечал его ассоциативную связь с речными раками. Род *Iphigenella*, как уже упоминалось, даже помещался Е.Л. Боусфилдом (Bousfield, 1977) вместе с *Pachyschesis* в одну таксономическую группу ранга семейства. Очевидно, связь ифигенелл со своими хозяевами носит факультативный характер, а внешняя морфология рачков говорит о самых начальных этапах становления симбиотических отношений.

То же можно отнести и к другому каспийскому виду, *Cardiophilus baeri* Sars, 1896. Кроме Каспия, он встречается в Азовском и Черном морях и в эстуариях впадающих в них рек. Переоподы у него не подклешневидные, но размеры тела (до 5,5 мм), его общий компактный габитус, форма головы, округленные глаза и межантеннальные лопасти, короткие антенны и некоторые другие черты во многом сходны с таковыми у *Pachyschesis*. Вид отмечался и как свободноживущий, и как обитатель мантийной полости моллюсков Cardidae (Бирштейн, Романова, 1968). Позже были установлены факты его присутствия в марсупиумах амфипод семейства Corophiidae (Осадчих, 1977). Автор предположил даже возможность питания яйцами хозяина. Приведенные в этой работе данные свидетельствуют о том, что паразитизм *C. baeri* – факультативный, находится в стадии становления. У него еще не выработана специфичность к хозяину, поскольку он населяет не только разные виды корофиид, но и разные виды моллюсков. Развитие яиц у самок *C. baeri* при паразитическом образе жизни, по-видимому, не происходит, т.к. самки с яйцами у этого рачка регистрировались только в свободноживущем состоянии. Наконец, о неустоявшихся паразито-хозяинных отношениях говорят случаи высокой плотности инвазии *C. baeri* – по 9-11 особей у каждой инвазированной самки *Corophium curvispinum* и даже до 46 экз. – у одной особи *Corophium spinulosum* (Осадчих, 1977). Тем не менее, данный вид может быть признан за наиболее близкий аналог байкальских *Pachyschesis*.

Третий интересный представитель Каспийской фауны – *Caspicola knipovitschi* (Derzhavin, 1944), относящийся к монотипическому роду и монотипическому семейству (Caspicolidae). Этот рачок с длиной тела 2-3,5 мм характеризуется сосущим ротовым аппаратом, рудиментарным придаточным жгутиком, клешневидными гнатоподами (угол пальмарного края сильно оттянут и образует второй «палец» клешни), одноветвистыми уроподами 3 пары. Я.А. Бирштейн и Н.Н. Романова (1968) предположили, что он является паразитом или полупаразитом моллюсков. С *Pachyschesis* его, так же как и *C. baeri*, сближает компактное строение тела, округлые глаза, короткие антенны, форма коксальных пластинок и др. В то же время это

животное явно относится к другой жизненной форме, а компактизация тела может считаться наиболее общей чертой паразитических ракообразных.

Таким образом, среди мировой фауны амфипод по крайней мере часть видов байкальских *Pachyschesis* (*P. bumammus, P. crassus, P. bazikalovae, P. inquilinus* и др.) оказываются наиболее продвинутыми паразитическими формами. Амфиподы из других водоемов, более сильно видоизмененные полостным (не покровным!) паразитизмом, мне неизвестны.

Резюмируя все сказанное в отношении аналогий с другими симбионтными ракообразными, можно отметить следующее. Морфологические изменения, обусловленные полостным симбиозом, крайне неравномерно выражены у различных групп Crustacea – начиная от облика типичных свободноживущих организмов (крабы Pinnotheridae) до практически неузнаваемого, свойственного животным, перешедшим к эндопаразитизму. Так, у копепод семейства Nicothoidae тело самки может принимать вид толстого и короткого мешка, оральный конец которого образует разветвленную корневую систему, проникающую в ткани хозяина (амфипод, изопод) (Boxshall, Harrison, 1988). Такая же система «корней» развивается у корнеголовых раков (Cirripedia Rhizocephala), причем эта морфологическая особенность сочетается с карликовостью самцов и их гиперпаразитизмом на самках (Høeg, 1995). В этой конечной, «корнеголовой» стадии смыкаются пути адаптации к паразитизму у ракообразных обеих групп – покровных и полостных паразитов.

И все же в этом ряду могут быть выявлены некоторые достаточно *общие особенности* ракообразных, связанные с переходом к симбиозу и конкретно – к паразитизму. К их числу относятся: уменьшение размеров самцов с превращением их в карликовых, что отмечалось для ряда паразитических Crustacea (Bourguet et al., 1993); утолщение тела у самок, связанное обычно с необходимостью увеличения объема выводковых полостей (марсупиумов и т.п.), но далеко не всегда – с увеличением абсолютной плодовитости; укорочение конечностей, с развитием цепких коготков; частичная или полная редукция (или депигментация) органов зрения. Ротовой аппарат либо претерпевает ослабление (как у байкальских *Pachyschesis*), либо преобразуется в колюще-сосущий. Наряду с этими весьма общими тенденциями отмечаются и более редкие случаи иных морфологических преобразований, в частности, описанные выше на примере океанических амфипод-гипериид.

Анализируя распределение пахисхезисов в пределах Байкала, следует отметить, что в большинстве случаев ареал вида-паразита не охватывает полностью весь ареал вида-хозяина. В одних случаях по труднообъяснимым причинам *Pachyschesis* не встречается в каких-то участках ареала хозяина, где последний может достигать существенного обилия. Так, популяции *Ceratogammarus cornutus* и *Parapallasea lagowskii* в Селенгинском районе совершенно «стерильны» от свойственных этим видам *P. pinguiculus* и *P. bergi*. В других случаях от паразита, возможно, свободна даже большая часть популяций (или единой суперпопуляции) хозяина. В част-

ности, это можно отметить для *P. rarus*: его хозяин *Ceratogammarus dybowskii* встречается хоть и не очень массово, но регулярно в траловых уловах в глубинной зоне Байкала, но его зараженность паразитом пока отмечена только в двух пунктах (на Южном и Северном Байкале). То же самое можно сказать и о *P. karabanowi*: он зарегистрирован пока лишь в двух точках в Южном Байкале, хотя его хозяин *Acanthogammarus reichertii* распространен гораздо более шире. Конечно, часть подобных фактов можно «списать» на недостаточную изученность ареалов. Однако в большинстве случаев придется искать другое объяснение.

Особый интерес представляют случаи, когда можно, по-видимому, говорить о межвидовом антагонизме паразитов, который может влиять на их распределение. До сих пор *ни разу* достоверно не отмечалась совместная встречаемость на одной особи хозяина экземпляров двух различных видов *Pachyschesis*. Большинство видов хозяев населено только одним пахисхезисом (см. табл. 9), но есть и исключения (*Abyssogammarus sarmatus, Garjajewia cabanisii, Parapallasea lagowskii*). Во всех этих случаях, кроме слабо специализированного *P. lamakini*, мы, по-видимому, вправе говорить об имеющем место полном или частичном конкурентном взаимоисключении паразитов: ареалы *P. bazikalovae* и *P. sideljowae* (хозяин – *G. cabanisii*) перекрываются незначительно, а у *P. bergi* и *P. bumammus* (хозяин – *P. lagowskii*), равно как и у *P. cucuschonok* и *P. vorax*, насколько можно судить по имеющимся материалам, не пересекаются вовсе.

Род *Pachyschesis* получил развитие в основном на больших глубинах. Лишь *P. indiscretus* может считаться сублиторальной формой, не обнаруженной пока глубже 80 м, да *P. branchialis* отмечался на небольших глубинах – начиная с 30 м. Каковы причины глубоководности байкальских паразитических бокоплавов?

Объяснения видятся в следующем. Во-первых, с увеличением глубины возрастает дефицит пищевых ресурсов для донных обитателей, приобретая роль лимитирующего фактора. В этих условиях переход к симбиозу становится очень выгодной стратегией. Во-вторых, постоянство условий существования позволяет видам-хозяевам размножаться круглый год, что очень важно для паразитов-оофагов. Поэтому наличие пахисхезисов у того или иного вида можно считать косвенным доказательством круглогодичного (или по крайней мере сильно растянутого) периода его размножения. В-третьих, видовое разнооборазие крупных амфипод, обнаруживающих явление гигантизма и пригодных для заселения пахисхезисами, на больших глубинах значительно выше, чем на малых (хотя процесс эволюции амфипод-гигантов и их паразитов может быть взаимно обусловлен – см. раздел 3.5!).

Теперь мы можем перейти к вопросу о происхождении *Pachyschesis*. Еще раз отметим, что виды этого рода несомненно произошли в Байкале, поскольку они населяют глубоководных амфипод, которые сами являются байкальскими автохтонами.

В происхождении рода *Pachyschesis* (и семейства Pachyschesiidae)

очень вероятной мне представляется полифилия, а именно – независимое возникновение паразитической жизненной формы от нескольких свободноживущих предков. Как было показано в разделе 3.3., внутри рода выделяется несколько групп видов, часть из них имеет представителей, характеризующихся примитивными чертами (в смысле их морфологической близости к свободноживущим амфиподам).

А.Я. Базикалова (1951а) упоминала наблюдавшиеся ею факты нападения амфипод-стервятников из рода *Ommatogammarus* на более крупных бокоплавов с целью поедания их яиц. В этой связи она высказала предположение о происхождении паразитических *Pachyschesis* от *Ommatogammarus*. Такой сценарий исключать нельзя, однако следует заметить: допущение о том, что когда-то представитель *Ommatogammarus* взял и остался в марсупиуме своей жертвы, «решив» от поиска трупов полностью перейти к питанию яйцами, весьма натянутое. Строение ротового аппарата у *Ommatogammarus* и *Pachyschesis* существенно различается; у первого он развит хорошо, предназначен для размельчения крупной и достаточно твердой пищи; у второго, как мы знаем, ротовые органы, напротив, ослаблены; к тому же у *Pachyschesis* сформированы подклешневидные переоподы, отсутствующие у *Ommatogammarus*. Более того, нападение омматогаммарусов на других амфипод явно не ограничивается ущербом вынашиваемому ими потомству. Когда в установленные на больших глубинах ловушки с приманкой среди *Ommatogammarus* случайно попадали единичные экземпляры из других родов, они явно подвергались атаке стервятников; у этих особей в той или иной мере были выедены мягкие ткани, и оставалась одна лишь кутикула (Тахтеев, 1995). Таким образом, от случайного нападения на вынашиваемые яйца других видов до облигатного паразитизма – дистанция огромного размера. Такой путь генезиса, даже если он был реализован, я могу допустить лишь для одной из групп видов *Pachyschesis*, объединяющей *P. inquilinus, P. punctiommatus* и *P. rarus*. Здесь, в частности, может быть принят в расчет характерный высокий («омматогаммарный») рострум у *P. inquilinus* и *P. rarus*, а также то, что не удается проследить связи всех видов упомянутой группы с наиболее примитивными пахисхезисами (*P. indiscretus, P. bergi, P. branchialis, P. lamakini*).

Именно к этим видам теперь и обратимся. Морфологическое сравнение *P. bergi, P. indiscretus* и, в меньшей мере, *P. branchialis* с мелкими и мелководными представителями гаммарид выявляет их значительную общность. Прежде всего речь идет о группе видов в пределах базикаловского подрода *Philolimnogammarus* (род *Eulimnogammarus*), объединяющей *E. obsoletus, E. simplex, E. simpliciformis, E. minimus*. Мною (см. гл. 1) эти четыре вида отнесены к новому роду *Bazikalovia*. Общность проявляется в форме головы, в пигментации и отчасти в форме глаз, строении коксальных и эпимеральных пластинок; более того, у *P. bergi* сохраняются также округлые лопасти крыловидного края в базиподитах 5-7 переоподов, свойственные *Bazikalovia*. Также вновь упомянем интересный по своей морфологии вид *Micruropus minutus*, который относился В.К. Совинским (1915) к

одному роду *Microgammarus* вместе с *B. simplex*. У *M. minutus* проподиты переоподов имеют типично «пахисхезисное» (подклешневидное) строение. С точки зрения кладистики эту особенность можно было бы, вероятно, трактовать как синапоморфию. Однако я полагаю, что здесь имеет место филогенетический (наблюдающийся у родственных форм; см. гл. 4) параллелизм. Тем не менее, все эти сравнения дают основания предполагать, что по крайней мере часть видов, входящих в род *Pachyschesis*, произошла от литоральных или сублиторальных фитофильных мелких форм, близких по облику к представителям рода *Bazikalovia* или к *Micruropus minutus*. По-видимому, предки пахисхезисов были не очень подвижными животными; они могли питаться мягкими водорослевыми талломами, и потому у них ротовые придатки могли быть уже ослабленными. Переход к обитанию на амфиподах мог свершиться, когда крупные бокоплавы садились отдыхать или питаться на грунт, покрытый водорослями. Мелким рачкам оставалось лишь закрепиться своими сравнительно цепкими переоподами за жабры или оостегиты более крупных собратьев. Переход к оофагии не потребовал заметного преобразования ротовых органов, как это приходится допускать в рассмотренной выше версии с амфиподами-стервятниками.

Помимо двух описанных путей перехода к паразитизму, теоретически возможен и третий. Он маловероятен, хотя исключать его нельзя. Часть видов *Pachyschesis* может вести свою родословную от мелких глубоководных пелофильных амфипод. Стоит вспомнить *P. lamakini* с его неустояшимися паразито-хозяинными связями, способного сравнительно быстро плавать и обладающего довольно длинными уроподами 3, снабжеными длинными (и в то же время не перистыми) щетинками. Глаза у *P. lamakini* депигментированы, однако не редуцированы в размерах. Исходная свободноживущая форма в данном случае могла обитать на поверхности глубоководных илов, не зарываясь глубоко в них, и питаться мягкими пищевыми объектами (например, мелкими олигохетами). Переход к паразитизму произошел аналогично – во время отдыха на грунте видов-хозяев.

Возможные пути перехода свободноживущих байкальских амфипод к паразитизму на более крупных видах схематически представлены на рис. 91. При этом на основе морфологического анализа наиболее четко прослеживается путь от мелководных фитофильных форм.

Существенно различная степень паразитических адаптаций у разных видов *Pachyschesis* позволяет предполагать *многократность* происходившего в ходе существования байкальской впадины перехода от свободноживущего к паразитическому образу жизни, а значит, и полифилетическое происхождение этого рода. Дальнейшая эволюция паразитов свершалась во многом параллельно в нескольких группах видов, которые рассмотрены в предыдущем разделе.

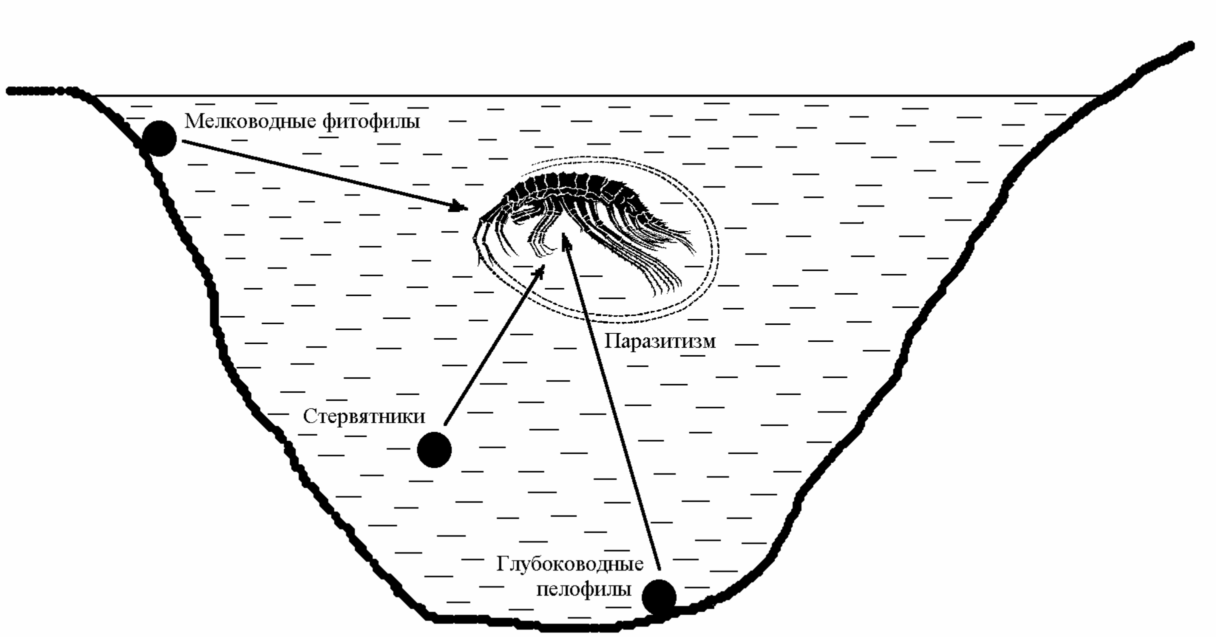


Рис. 91. Вероятные пути эволюционного перехода байкальских амфипод к паразитизму от различных свободноживущих жизненных форм

Рассмотренные версии позволяют сделать вывод о том, что род *Pachyschesis* по геологическим меркам молод. Глубоководное обитание большинства видов, а также отсутствие сопряженной эволюции с видами хозяев – свидетельства того, что основное разнообразие этих животных возникло в Байкале, во-первых, только после формирования глубоководной зоны (верхнетретичное и четвертичное время) и – более того – после возникновения хотя бы первых представителей глубоководных нектобентических амфипод.

Некоторые виды *Pachyschesis* возникли вообще буквально «вчера» в эволюционном масштабе времени. К их числу можно отнести, например, *P. karabanowi*. Этот вид, населяющий марсупиумы лишь наиболее глубоководных популяций *Acanthogammarus reichertii*, мог произойти от *P. acanthogammarii* (паразита *A. grewingkii*) путем смены хозяев, произошедшей на больших глубинах. Более мелководные популяции *A. reichertii* пока не подверглись экспансии паразита.

3.5. Роль в экосистеме Байкала

Поскольку представители *Pachyschesis* получили распространение преимущественно в глубоководной зоне Байкала, то и их значение в основном проявляется в ходе формирования глубоководной фауны и в экологических процессах, происходящих именно в этой зоне. На мой взгляд, большое видовое разнообразие глубоководных нектобентических бокоплавов Байкала в значительной мере обязано своим существованием пахисхезисам. Как подчеркнул В.Л. Контримавичус (1982), «… паразиты очень часто связывают в паразитарную систему экологически близкие, конкурирующие между собой виды хозяев и, контролируя (в той или иной степени)

их численность, стабилизируют экосистему». В нашем случае вредное влияние паразитов на хозяев проявляется прежде всего на популяционном уровне: за счет поедания яиц количество отрождаемой молоди хозяев ощутимо снижается. Точные подсчеты этих убытков не произведены, однако, по нашим наблюдениям, присутствие паразита в марсупиуме хозяина снижает количество вынашиваемых им яиц нередко в 2 раза и более; иногда остаются несъеденными лишь несколько яиц.

Снижение выхода молоди крупных нектобентических форм безусловно влияет на спектр питания рыб, поедающих амфипод, прежде всего глубоководных подкаменщиков, и уменьшает их кормовую базу; наиболее крупные виды амфипод в желудках Cottoidei представлены в основном молодью (данные автора на основе просмотра содержимого пищевого комка подкаменщиков, по материалу, собранному сотрудниками кафедры зоологии позвоночных ИГУ), так как заглатывание рыбами больших по размеру взрослых экземпляров затруднено чисто физически.

С другой стороны, оофагия паразитов путем давления на численность популяции хозяина обеспечивает возможность существования его конкурентам (имеются в виду амфиподы, принадлежащие к одной жизненной форме). В результате возрастает видовое разнообразие нектобентических бокоплавов и предотвращается «монополизация» этой экологической ниши одним или несколькими видами (Тахтеев, 1998б). В противном случае сообщество нектобентических амфипод было бы монодоминантным по всему Байкалу или даже (предельный вариант) состояло бы всего из одного вида, как это произошло с освоением бокоплавами пелагиали Байкала, которую заселил единственный, но массовый вид *Macrohectopus branickii*. Косвенным подтверждением сказанному является большее видовое разнообразие нектобентических амфипод в сравнении с эндобентическими (зарывающимися) в глубоководной зоне Байкала. Действительно, если последние в глубоководных дночерпательных сборах из различных районов озера представлены очень немногими видами, относящимися к родам *Macropereiopus*, *Plesiogammarus*, *Homocerisca* и *Kozhovia* (Тахтеев и др., 1993)[6], то в траловых уловах с глубин свыше 100 м нами встречены 85 видов и подвидов свободноживущих амфипод, из которых две трети относится к нектобентическим в широком понимании (Тахтеев, Механикова, 1996).

Таким образом, экологическая роль пахисхезисов в экосистеме Байкала заключается в некотором снижении продуктивности глубоководной зоны, а эволюционная – в повышении видового разнообразия населяющих ее бокоплавов, иначе говоря – в ускорении эволюции байкальской глубоководной фауны.

---

[6] Всего по результатам дночерпательных сборов с глубин более 200 м, приведенным в этой статье, встречены 16 таксонов эпи- и эндобентических амфипод.

Глава 4
БАЙКАЛЬСКИЕ БОКОПЛАВЫ И ЯВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПАРАЛЛЕЛИЗМОВ

4.1. О природе эволюционных параллелизмов

В 1922 году впервые вышла в свет книга Л.С. Берга «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей». В ней провозглашалось, что процесс эволюции органического мира происходит на основе сочетания определенных внутренних закономерностей (автономических причин) с влиянием внешних условий («географического ландшафта»). Такая точка зрения кардинально отлична от взгляда на эволюцию, как процесс случайный (тихогенез), свойственного как классическому дарвинизму, так и «синтетической теории эволюции». Сами термины «номогенез» и «тихогенез» были предложены Л.С. Бергом.

Книга долгое время вызывала негативную реакцию «верных» дарвинистов. Одни теоретики предпочитали вообще ее не замечать[1]; критика других носила нередко «идеологизированный» характер (упреки в идеализме и агностицизме; даже цитирование И. Канта ставилось Л.С. Бергу в вину, хотя он цитировал широчайший круг авторов). Тем не менее, теперь, когда дарвинизм как направление научных исследований, похоже, исчерпал себя (Чайковский, 1989), имеет смысл вновь присмотреться к высказанным в «Номогенезе…» идеям. Безусловно, не все они выдержали испытание жизнью. Однако многие из них получили дальнейшее развитие в отечественной школе «неклассической» биологии (А.А. Любищев, С.В. Мейен, Ю.А. Урманцев; и др.), которая, в свою очередь, внесла значительный вклад в построение и развитие общей теории систем (Урманцев, 1988). Из зарубежных авторов, по-видимому, независимо от Л.С. Берга к совершенно аналогичным идеям (автоэволюция без участия естественного отбора) спустя много десятилетий пришел А. Лима-де-Фариа (1991).

Одна из ценных идей, содержащихся в «Номогенезе…», – о всеобщем характере параллелизмов в природе. Этому вопросу посвящена довольно обширная литература, и нет смысла заниматься простым цитированием многих работ. То, что параллелизмы – очень распространенное явление, в настоящее время мало кто будет оспаривать. Однако «линия фронта», отражающая кардинальное разногласие, пролегает по вопросу об его трактовке: являются ли случаи эволюционных параллелизмов лишь следствием ортоселекции (однонаправленного отбора в сходных условиях существования), или же причины их гораздо глубже и действительно связаны с теми или иными имманентными законами развития?

---

[1] Как заметил А.А. Любищев (1973), в известной книге эволюциониста Э. Майра «Зоологический вид и эволюция», содержащей библиографию из 1500 названий, работа Л.С. Берга вообще не упоминается, хотя она выдержала три английских издания.

Углубленное развитие проблема параллелизмов получила в *номотетической теории эволюции*, разработанной в основных чертах С.В. Мейеном (1974, 1978 и др.) и получившей продолжение в работах Ю.В. Чайковского (1989, 1990, 1994 и др.). Существенным вкладом в теоретическую биологию стало введение понятия о *рефрене*, или повторяющейся последовательности (Мейен, 1978), и признание того, что принцип параллелизма должен быть положен в основу систематики организмов. Зная ряды параллельной изменчивости (рефрены), можно, с одной стороны, предсказывать возможный ход эволюции той или иной группы организмов; с другой – появляется возможность определять место таксона в системе путем указания его биологического «склонения» (места в рядах изменчивости), по аналогии с систематизацией существительных по склонениям – в последнем случае нет необходимости заучивать все падежные формы каждого отдельно взятого слова, достаточно указать его склонение (столбец в таблице) и падеж (строка в ней) (Чайковский, 1990). По сути, номотетическая теория эволюции предлагает по-настоящему органичное *соединение систематики и теории эволюции* на основе принципа параллелизма. Здесь уже нет необходимости строить спекулятивные «филогенетические деревья» или основанные на нескольких априорно принятых принципах «кладограммы». В пределах рефрена историческое развитие может свершаться в *любую* сторону (Чайковский, 1990); важно же то, что в результате свершившегося по определенным закономерностям природного упорядочения разнообразия мы можем органично отразить результат эволюции в таксономической системе. Тем самым снимается вопиющее противоречие систематики и исторической морфологии («филогении»), о котором еще в 20-х годах обстоятельно писал В.Н. Беклемишев (см.: Беклемишев, 1994)[2]. Теперь задача систематики не сводится к «реконструкции филогении», а становится общей с задачей эволюционизма – реконструкция параллельных рядов (рефренов) и их систематизация (Мейен, 1990). Уже неоднократно звучали предложения о необходимости построения «периодических систем» в биологии, подобно периодической системе Д.И. Менделеева в химии (Popov, 2000; и др.).

Не имея возможности далее углубляться в эту крайне интересную для систематиков и эволюционистов тему, отсылаем читателя к выше упомянутым работам. Здесь остается лишь добавить, что в настоящее время параллелизмы обнаруживаются не только на морфологическом уровне, но и на биохимическом и молекулярно-биологическом. Например, очень интересны данные о том, что у членистоногих (ракообразные) в белках, от-

---

[2] «Методология систематики» В.Н. Беклемишева (1994) является теоретической базой для давно известной его монографии по сравнительной анатомии беспозвоночных (Беклемишев, 1964а,б). Сам Владимир Николаевич отдавал предпочтение «конструктивной морфологии», а не «исторической», однако многие последующие авторы воспринимали конструктивно-морфологическую систему В.Н. Беклемишева как филогенетическую схему, в основу которой якобы положен принцип монофилии животного мира, что удачно заметил Г.Ю. Любарский (1994).

ветственных за иммунитет, имеются участки аминокислотных последовательностей, сходные с таковыми у белков комплемента у позвоночных (Cerenius, Söderhäll, 1995). Обсуждаются параллелизмы в молекулярной структуре генома (Корочкин, 1985)[3].

Что касается последних, то они могут возникать по различным причинам. Одна из возможных причин – «горизонтальный перенос» генетической информации, вызываемый вирусами и плазмидами и иногда трактуемый даже как один из ведущих факторов эволюции (Кордюм, 1982). Явление «горизонтального переноса» с трудом воспринимается воспитанными на дарвинизме биологами, потому что оно безусловно противоречит догме о монофилетическом развитии живой природы, являя собой пример обмена генами между различными таксонами. Показательно, что обнаруженный перенос транспозонами генов от одного вида мух-дрозофил к другому с помощью клеща *Proctolaelaps regalis*, паразитирующего на яйцах дрозофил, вызвал появление статьи с сенсационным названием «Клещ переворачивает теорию эволюции» (Rossion, 1991). На самом деле, думается, такие явления вполне обычны, и их открытия еще впереди.

Однако только горизонтальным переносом невозможно объяснить все случаи параллелизмов на молекулярно-биологическом и биохимическом уровнях. Так, вряд ли может иметься какой-то путь такого переноса между злаковыми растениями и байкальскими эндемичными коттоидными рыбами (пример приведен в главе 1). Для этих совершенно неродственных групп организмов можно предполагать только *параллельную* молекулярную эволюцию по соответствующим генам.

Сказанное требует крайне осторожно интерпретировать данные молекулярно-биологических исследований в отношении установления родственных связей организмов и не пренебрегать возможностью параллельной эволюции на этом уровне.

Что касается параллелизмов во внешней морфологии, то уже не раз отмечалось известное сходство ряда представителей байкальской фауны с животными других древних озер, а также морей. Это сходство не раз побуждало исследователей выдвигать предположения о непосредственно морском генезисе тех или иных групп животного мира Байкала. Большинство таких гипотез было опровергнуто последующими исследованиями. Наблюдаемые сходства есть лишь проявления параллелизмов.

Например, если сравнить обитающих в южноамериканском древнем озере Титикака моллюсков (Dejoux, 1992b) с байкальскими гастроподами, то обнаружится удивительное сходство по общим чертам устройства раковины у аборигенов Титикаки и представителей байкальских семейств Baicaliidae и Benedictiidae. Подобные сходства для байкальских и небайкальских моллюсков отмечались и ранее; один из знатоков этой группы животных В. Линдгольм (Lindholm, 1927) объяснял их явлением конвергенции.

---

[3] Цитировано по: Popov, 2000. В библиотеках Иркутска книгу с этой работой мне добыть не удалось.

Что касается байкальских амфипод, то давно было замечено сходство их морфологии с некоторыми каспийскими представителями этой же группы животных (Базикалова, 1940). Это приводило даже к помещению некоторых байкальских родов в одни и те же семейства с родами каспийскими (см.: Bousfield, 1977) или даже к отнесению некоторых байкальских видов к каспийскому роду *Axelboeckia* (Stebbing, 1899, 1906; Совинский, 1915). Непосредственного взаимодействия между байкальской и каспийской фаунами никогда не происходило, и их определенное сходство следует трактовать как пример параллельного развития (хотя предки и той, и другой могут вести свое начало из древнего океана Тетис).

Еще более показательны примеры сходства в кутикулярном вооружении, наблюдающегося у некоторых байкальских форм, прежде всего из рода *Acanthogammarus* (сем. Acanthogammaridae), амфипод рода *Hyalella* (сем. Orchestriidae) из озера Титикака и населяющих антарктические моря видов сем. Epimeriidae (Martens, 1997, рис. 3). В этих случаях об общем генезисе можно говорить разве что на уровне всего отряда Amphipoda. Сходный характер вооружения возник безусловно независимо в этих водоемах.

Закономерно возникает вопрос о природе наблюдающихся параллелизмов. Заключается ли их причина в сходных условиях обитания в сравниваемых водоемах (то есть имеем ли мы дело с экологической конвергенцией), или же ее надо искать в системных законах упорядочения разнообразия (в свете теории Мейена и Чайковского)?

На мой взгляд, имеет место и то, и другое. Но чтобы более четко выявить значение обеих составляющих (конкретно-экологической и номогенетической), необходимо уточнить терминологию. Она достаточно запутана. Например, Л.С. Берг (1977, с. 184) подчеркивал, что он не делал различий между терминами «параллелизм» и «конвергенция». Многими авторами первый термин относится к более-менее близкородственным формам (при этом трактовка параллелизма может иметь под собой генетическую базу, как проявление закона гомологических рядов Н.И. Вавилова), а второй – к филогенетически удаленным друг от друга. Вместе с тем, не раз отмечалось, что невозможно провести четкую границу между «параллелизмами» и «конвергенцией».

Мною было предложено подразделять наблюдающиеся в природе параллелизмы на экологические, филогенетические и номогенетические (Тахтеев, 1997). Собственно, первые и вторые являются частными случаями третьих, но более «легко» и более традиционно объясняются.

Экологические параллелизмы объясняются сходными условиями обитания организмов, которые приводят к выработке сходных морфологических адаптаций. Это есть конвергенции в исходном их понимании. Однако ввиду размытости термина «конвергенция» и существенных различий в объеме этого понятия у разных авторов я стремлюсь по возможности избегать этого слова (хотя не считаю, что его нужно отвергнуть).

Филогенетические параллелизмы возникают вследствие близкого родства форм, слагающих сравниваемые ряды. Это те примеры, которыми

традиционно иллюстрируется закон гомологических рядов Н.И. Вавилова. Вследствие значительного сходства структуры генома наблюдается и сходство в направлениях наследственной изменчивости. Например, формирование двухкамерности раковинки у разных родов раковинных амеб и ее многокамерности у фораминифер рассматривается как проявление общей генетической предрасположенности раковинных саркодовых к морфологической эволюции в направлении полимеризации (Дехтяр, 1995). Уже упомянутое сходство байкальских и каспийских представителей бокоплавов (Базикалова, 1940) также, по-видимому обусловлено филогенетическими параллелизмами.

Наконец, *собственно номогенетические параллелизмы* не объяснимы ни той, ни другой причиной; они являются проявлением внутренне присущих природе «логических» (или системных) закономерностей упорядочения разнообразия. Сюда могут быть отнесены самые разнообразные примеры как в живой природе (сходство типов жилкования листьев растений и крыльев насекомых), так и в неживой (сходство листьев и типов ветвления у растений с морозными узорами на стеклах)[4].

Разумеется, трудно провести четкую границу между первой и второй или между второй и третьей группами параллелизмов. Поэтому, чтобы противопоставление было более наглядным, будем сопоставлять лишь экологические и собственно номогенетические параллелизмы.

Как отличить номогенетическое сходство от экологического? Очевидно, в большинстве случаев экологического параллелизма (конвергенции) наблюдается корреляция целого ряда морфологических признаков. Сходные условия обитания стимулируют изменения в одном и том же направлении по многим морфологическим особенностям. Это отражено в понятии «жизненная форма» (см. раздел 4.2.).

В случае собственно номогенетического параллелизма сходные черты строения возникают у животных различных жизненных форм. Эти черты сходства чаще всего единичны или коррелируют лишь с отдельными другими чертами в строении животного; вероятность независимого совпадения большого множества признаков (не коррелирующих друг с другом) крайне ничтожна. О номогенетическом сходстве организмов с большой вероятностью можно говорить, когда *при решении различных адаптивных задач природа использует одинаковые «конструкции»*.

Прежде чем обратиться к примерам, имеющимся среди байкальских и небайкальских амфипод, необходимо рассмотреть имеющееся в этой группе животных разнообразие экологических адаптаций.

4.2. Жизненные формы байкальских амфипод

Наряду с традиционными таксономическими, важное значение име-

---

[4] Эти примеры взяты из работ выше упомянутых сторонников «неклассической» биологии.

ют экологические классификации организмов. В их основе могут лежать различные параметры: например, глубина обитания животных, тип предпочитаемого субстрата, период размножения, спектр питания и т.д. Однако наиболее полной и всеобъемлющей может стать, по-видимому, лишь классификация жизненных форм (экоморф), в которой учитываются и образ жизни животных, и обусловленные им морфологические особенности (Шарова, 1987; и др.).

Такая классификация важна не только сама по себе; она становится полезным практическим инструментом при решении многих научных проблем. Так, в применении к Байкалу она просто необходима при изучении питания и пищевой специализации амфипод, физиологических механизмов их адаптаций к различным факторам внешней среды (температурным условиям, химическому составу воды, гидростатическому давлению и др.), структуры ночного миграционного комплекса бентосных амфипод, их паразитофауны, коэволюции амфипод и поедающих их подкаменщиковых рыб и т.д. Даже такие традиционные гидробиологические исследования, как количественный анализ структур биоценозов, будут более полноценными, если списки видов с оценкой их доминирования будут дополняться характеристикой жизненных форм, слагающих сообщество.

Классификация жизненных форм необходима и для решения проблемы, которой посвящена в целом эта глава – о параллельном развитии фаун разных водоемов. Имея в руках такую классификацию, мы можем сопоставить экоморфы высших ракообразных Байкала, других древних озер и морей и выяснить, какие общие особенности их строения могут быть обусловлены сходными условиями обитания, а какие являются проявлениями номогенетических параллелизмов.

К настоящему моменту системы жизненных форм разработаны для морских амфипод из нескольких подотрядов (Каменская, 1984; Свешников, Виноградов, 1987; Виноградов, 1988б, 1990б). Недавно нами сделана попытка создания аналогичной системы для байкальских бокоплавов (Тахтеев, 2000б). По отношению к ним подобная экологическая классификация ранее никем не разрабатывалась[5], хотя она существовала «на уровне смысла» в умах исследователей, занимающихся амфиподами. Некоторые наметки к этой системе содержались в наших прежних публикациях (Тахтеев и др., 1993; Тахтеев, Механикова, 1996; Takhteev, 2000). Для построения

[5] Несколько «экологических форм» байкальских амфипод упоминались Р.М. Камалтыновым (Камалтынов и др., 1999; Kamaltynov, 1999a). Эти формы, или «группы», выделены им на основе трофической специализации, однако фактологическое обоснование или ссылки на опубликованные работы по питанию амфипод практически отсутствуют (см. гл. 5.5.). На основе других критериев (помимо трофического) Р.М. Камалтынов (1998; Kamaltynov, 1999a) выделяет лишь две экологических формы: «зарывающиеся» и «свободноживущие». Такое подразделение не исчерпывает всего разнообразия экоморф, а употребление термина «свободноживущие» в данном случае некорректно, поскольку он обычно используется для противопоставления свободноживущих и симбионтных (в частности, паразитических) организмов.

системы использованы данные траловых, сетных и дночерпательных сборов, подводные видеозаписи и фотографии, многочисленные наблюдения за амфиподами как в природной обстановке (в том числе сделанные аквалангистами и участниками погружений на подводных обитаемых аппаратах: Кожова и др., 1979; Подражанский, 1982; и др.), так и в условиях искусственного содержания. Предложенная схема, которая приводится ниже, будет, безусловно, дополняться и уточняться в ходе дальнейших исследований.

Система построена по иерархическому принципу. Все байкальские амфиподы подразделяются на четыре класса, неравные по объему.

Класс 1. Пелагические амфиподы (пелагические планктофаги)

В Байкале представлены единственным видом *Macrohectopus branickii*. Согласно Г.М. Виноградову (1988б), он относится к жизненной форме комароподобных пелагобионтов. Питается фито- и зоопланктоном (Вилисова, 1951, 1962; Николаева, 1964). Улавливается планктонной сетью. Характерно вытянутое, тонкое, полупрозрачное тело, длинные и тонкие переоподы, короткие коксальные пластинки; глаза темные, хорошо развитые; ладони гнатоподов удлиненные и слабые, уроподы 2 и 3 пар с густыми перистыми щетинками. Самцы карликовые. Является экологическим аналогом морских пелагических амфипод из семейств Vitijazianidae, Eusiridae и Astyridae (Виноградов, 1988б; см. табл. 10), а также представителей другого отряда ракообразных – мизид (Рудстам и др., 1998). В этой связи макрогектопус не один раз емко характеризовался прилагательным «мизидоподобный», хотя и вышеприведенное название «комароподобный» также вполне уместно. Ночные миграционные скопления этого рачка, запечатленные подводной видеосъемкой, действительно напоминают роящиеся полчища комаров.

Класс 2. Бентопелагические стервятники

Глубоководные амфиподы, специализированные на питании падалью, в массе улавливающиеся ловушками с приманкой из испорченного мяса или рыбы. Не являясь настоящими пелагобионтами, эти рачки тем не менее способны к активному передвижению в толще вод: отмечены их попадания в планктонные сети и в неправильно буксируемый бим-трал, плывущий над дном (Бекман, 1984; Тахтеев, 1995). Время от времени попадаются и в дночерпатели. Характерные черты: компактное, гаммаровидное, обтекаемое тело; хорошо развитые ротовые органы с длинными щупиками мандибул и максиллипед; сильные гнатоподы; переоподы с очень мощными, цепкими когтями; уроподы 3 с очень длинными и густыми перистыми щетинками (признак активных пловцов). Несмотря на глубоководный образ жизни, обычно имеют хорошо развитые глаза. Типичные представители – амфиподы родов *Ommatogammarus* и *Polyacanthisca* (Тахтеев, 1995). На переходном этапе к этой жизненной форме находятся также рачки рода

Odontogammarus, которые являются пока факультативными некрофагами, и перечисленные черты морфологии у них выражены слабее (Тахтеев, 1999б). В морях также известны довольно многочисленные виды амфипод-падальщиков, в основном глубоководные, подобно своим байкальским аналогам, обильно собирающиеся в ловушки с приманкой (Беляев, 1989; Виноградов, 1992, 1997; и др.). Установлена высокая чувствительность рачков этой жизненной формы к запаху падали, присутствие которой определяется на расстоянии в 1-2 км (Ingram, Hessler, 1983), и их способность к протяженным перемещениям; так, вид *Anonyx sarsi* проплывал за 12 часов до 2 км в поисках падали (Sainte-Marie, 1986).

Класс 3. Бентосные (донные и придонные) амфиподы

К этому классу относятся амфиподы, обитающие на поверхности или в толще донного осадка, либо в придонном слое воды и характеризующиеся смешаным питанием, детритофагией или фитофагией. Значительная часть видов при этом может ночами подниматься в пелагиаль, совершая суточные вертикальные миграции (Сафронов, 1987; Evstigneeva et al., 1991; и др.). Это явление в 1980-е годы постоянно использовалось сотрудниками Байкальской биостанции ИГУ для ночного лова у поверхности воды амфипод и молоди бычка-желтокрылки на корм содержавшимся в аквариумной лаборатории рыбам.

3.1. Нектобентические амфиподы – живущие либо постоянно в придонном слое воды, либо на поверхности грунта, но регулярно всплывающие в поисках пищи. Лучше всего улавливаются тралами.

3.1.1. Собственно нектобентические формы – постоянно обитающие в придонном слое воды. По своему облику в значительной мере приближаются к пелагобионтам; тело этих животных удлиненное, стройное, коксальные и эпимеральные пластинки недлинные, конечности тонкие, уроподы 3 с обильными перистыми щетинками, плеоподы сильно развиты. Часто также свойственны длинные антенны и крупные размеры тела. Типичные представители – виды родов *Paragarjajewia*, *Garjajewia*, *Leptostenus*, *Abyssogammarus*, большинство *Poekilogammarus*, из рода *Plesiogammarus* – виды *P. zienkowiczii* и *P. longicornis* (Tachteew, 1995; Тахтеев, Механикова, 1996; Takhteev, 1997). Пока условно сюда же можно отнести ряд глубоководных видов из родового комплекса *Eulimnogammarus*, которые попадаются в сборах редко, и их образ жизни еще слабо изучен. В основном данную группу составляют формы сублиторальные и глубоководные, по размерам довольно крупные или даже гигантские.

3.1.2. Эпибентические вагильные формы – большую часть времени проводящие на поверхности дна, но способные совершать значительные перемещения в поисках пищи.

3.1.2.1. Прямоплавы. Они, как правило, крупные по размерам, имеют длинные и (в сравнении с истинными нектобентонтами) довольно прочные конечности, которые способны широко раскидываться в стороны и таким

образом удерживать животное на поверхности вязкого ила. Тело обычно расширено в передней части. Антенны умеренной длины. Способны ходить по дну. При плавании и ходьбе держатся прямо, спинной стороной кверху. Представители – виды рода *Acanthogammarus*.

3.1.2.2. Плоскотелые нектобентические формы – их можно было бы назвать бокоплавами в истинном смысле слова, однако этого приходится избегать, чтобы не было путаницы с названием отряда. Удержание на поверхности мягкого грунта достигается другим способом: рачки имеют латерально уплощенное тело и лежат в покое на боку. В таком же положении (боковой стороной кверху) они и плавают (Тахтеев, Механикова, 1996). Размеры животных также крупные. Антенны недлинные. Конечности умеренной длины, в стороны не раскидываются. Наиболее типичные представители – виды родов *Ceratogammarus* и *Parapallasea*.

3.2. Фитофильные формы – обитатели водорослей и высших водных растений, вегетирующих в литорали. Размеры тела мелкие, средние или немного больше средних. Антенны и конечности умеренной длины, последние нередко с хорошо развитыми, цепкими когтями. Экологическая специализация этой группы, по-видимому, неустойчивая; в зимнее время, когда количество фитомассы на дне значительно снижается, эти рачки, очевидно, переходят к типично донному обитанию. Состав группы пока также невозможно четко определить. К ней могут быть отнесены, например, *Micruropus vortex vortex*, обычно встречающийся на подушках улотрикса в зоне прибоя, *Hakonboeckia strauchii*, ряд видов *Pallasea*.

3.3. Собственно бентические формы. Населяют поверхность или толщу грунта и здесь же находят себе пищу. Их дальнейшее подразделение производится по типу предпочитаемого субстрата и глубине обитания.

3.3.1. Литофилы – обитатели каменистых грунтов.

3.3.1.1. Прибрежные литофилы. Населяют скальные, валунные и галечные субстраты в литоральной зоне. Лучше всего улавливаются при ручных сборах аквалангистами. Размеры тела средние, либо несколько больше или меньше средних.

3.3.1.1.1. Гладкотелые плавающие формы. Тело типично гаммаровидное, латерально суженное, антенны средней длины или удлиненные, уроподы 3 хорошо развиты, иногда с очень длинной наружной ветвью. Днем животные этой группы обычно прячутся под камнями, иногда переплывая из одного убежища в другое; ночью многие из них поднимаются в толщу воды и активно плавают. Характерны и сезонные перемещения ряда представителей с больших глубин на меньшие и наоборот, что обусловлено изменениями температурного, волнового и ледового режимов в прибрежной зоне Байкала (Вейнберг, 1995). В первую очередь к рассматриваемой группе относятся виды *Eulimnogammarus* (подроды *Eulimnogammarus* s. str. и *Philolimnogammarus* в системе Базикаловой, 1945), а также *Baicalogammarus pullus*, некоторые виды родов *Micruropus* и *Echiuropus*.

3.3.1.1.2. Вооруженные ходячие формы. Тело расширенное, несет различного рода кутикулярное вооружение или поверхностную скульпту-

ру; если даже вооружения нет, покровы тела все равно очень прочные, панцыреобразные. Антенны и уроподы 3 обычно короткие, в последних иногда происходит редукция одной или обеих ветвей. Переоподы короткие и толстые, часто с широкими базиподитами и мощными когтями. Рачки медленно ходят по дну при прямом положении тела, не всплывают или всплывают редко, даже ночью. К этой группе относятся виды рода *Brandtia* и большинство представителей рода *Hyalellopsis*. Малая подвижность этих животных сказывается и на микроморфологическом уровне: у них не получили развития или развиты очень слабо сенсорные органы боковой линии (Механикова и др., 1995).

3.3.1.2. Глубоководные литофилы. Обитатели скальных выходов на глубинах в десятки и сотни метров, моренных и пролювиальных отложений на подводных склонах Байкала. Об этой группе известно еще очень мало из-за трудностей добывания материала из таких биотопов. Возможно, в дальнейшем глубоководные литофилы будут подразделены на гладкотелые и вооруженные, по аналогии с мелководными. К данной группе относятся, в частности, глубоководные представители *Eulimnogammarus* (ряд видов подрода *Eurybiogammarus* в системе Базикаловой, 1945) и *Corophiomorphus*.

3.3.2. Псаммофилы – обитатели песчаных грунтов. В основном населяют литоральную и сублиторальную зоны (на больших глубинах чистые и слабо заиленные пески встречаются редко). Практически все способны зарываться в песок, используя при этом гнатоподы, переоподы и антенны. Лучше всего улавливаются дночерпателями и при сборах аквалангистами, вместе с песком, на котором они живут. Размеры рачков мелкие, покровы довольно тонкие. Тело у всех компактное, гладкое или с очень слабо выраженным вооружением, антенны обычно более или менее укороченные, с коротким, чаще всего одночленистым придаточным жгутиком; глаза темные. Конечности усажены многочисленными длинными щетинками, базиподиты переоподов обычно широкие.

3.3.2.1. Стройнотелые псаммофилы – животные с обликом, близким к гаммаровидному, с латерально сжатым телом; высота головы заметно превышает ее ширину. Антенны 1 обычно направлены вперед и вниз. Строение и вооружение уроподов 3 варьирует от нормально развитых, несущих перистые щетинки, до укороченных, с единичными простыми щетинками или шипами. Многие представители группы активно участвуют в ночных вертикальных миграциях (сборы автора за 1985-1993 гг.), а день проводят, закопавшись в песок. К этой экоморфе относятся большинство видов политипического рода *Micruropus*, некоторые *Echiuropus* (*E. macronychus*, *E. smaragdinus*).

3.3.2.2. Толстотелые псаммофилы – рачки с толстым компактным телом, короткими уроподами 3, не предназначенными для плавания; голова широкая и низкая (ширина ее превышает высоту), так что глаза широко расставлены друг от друга и обращены не только в стороны, но и вверх. Жгуты антенн 1 у живых рачков обычно загнуты наверх, а базальный чле-

ник стержня значительно утолщен. Типичными представителями данной экоморфы являются виды рода *Crypturopus*; к ней же можно отнести *Micruropus klukii*, у которого перечисленные черты выражены несколько слабее, чем у криптуропусов и, возможно, *Pseudomicruropus rotundatulus* с подвидом *P. r. magnus*. Данная жизненная форма мною не отмечалась в ночных миграционных скоплениях (бухта Большие Коты, данные 1985-1993 гг.) и, возможно, вообще не совершает суточных вертикальных миграций.

3.3.3. Пелофилы – населяют илы, начиная от песчанистых, крупноалевритовых и заканчивая самыми мелкодисперсными, пелитовыми и диатомовыми. Обитают и на грунтах, обогащенных детритом. В основном виды средних глубин и глубоководные. Наилучшие орудия для лова этих животных – дночерпатели и заглубляющиеся в грунт драги. Глаза у живых особей обычно белые или розоватые, чаще всего небольшие, у фиксированных, как правило, вообще обесцвечиваются. Реже глаза крупные, красноватые или бурые. Переоподы, в том числе их базиподиты, обычно с густыми щетинками.

3.3.3.1. Тонкопокровные пелофилы. Мелкие, реже средних размеров рачки с тонкой кутикулой, без вооружения. Прижизненная окраска светлая.

3.3.3.1.1. Компактные пелофилы. Тело гаммаровидное, обычно мелких размеров. Коксальные и эпимеральные пластинки крупные. Переоподы нормальной длины или укороченные, базиподиты в 5-7 парах умеренно или сильно расширенные. Уроподы 3 не рудиментарные, хотя развиты слабее, чем у плавающих форм, обычно не несут перистых щетинок. Зарываются в верхний слой ила. Типичные представители этой экоморфы имеют заметно редуцированные, обесцвеченные или слабо пигментированные глаза: виды рода *Macropereiopus*, некоторые *Micruropus* (*M. ciliodorsalis rostratus*, *M. parvulus*). К ней же примыкают формы, населяющие широкий диапазон глубин вплоть до абиссальной зоны, но характеризующиеся довольно крупными, красноватыми или бурыми глазами; это ряд представителей рода *Echiuropus*: *E. bathyphilus*, *E. macropsis*, *E puer*, *E. pulchelliformis*, *E. pulchellus*, *E. rhodophthalmus*, *E. seidlitzii*.

3.3.3.1.2. Прогонистые пелофилы (корофиидоподобные) – рачки с удлиненным телом. Его габитус (низкие брюшные сегменты, выпрямленные в естественном состоянии; см. рис. 92в) говорит об утрате необходимости совершать характерные для гаммарид прыжки путем резкого распрямления мета- и уросомы. Коксальные и эпимеральные пластинки короткие. Глаза сдвинуты на округленные межантеннальные лопасти. Стержни уроподов 1 и 2 уплощены. Тельсон короткий. Переоподы 6 и 7 удлиненные, в том числе в сравнении с 5 парой; все пары с узкими базиподитами. У рачков с наиболее сформированными чертами этой экоморфы глаза становятся белыми, точечными, а необходимые при плавании уроподы 3 сильно редуцированы (*Plesiogammarus brevis* с двумя подвидами, *P. timoshkini*), что красноречиво говорит о постоянно роющемся образе жиз-

ни, без всплытий в пелагиаль. Тем не менее, при редукции уроподов 3, плеоподы развиты хорошо и служат, несомненно, для аэрации жаберной полости. Мне ни разу не доводилось наблюдать представителей рассматриваемой жизненной формы в ночное время в пелагиали.

3.3.3.2. Панцирные пелофилы. Достаточно экзотическая жизненная форма, характеризующаяся средними или довольно крупными размерами тела, имеющего толстые, прочные покровы. На отдельных сегментах имеется вооружение в виде килей или зубцов. Сюда включаются виды родов *Coniurus*, *Carinurus*, а также *Burchania meissneri*, обсуждаемая в главе 2.

3.4. Амфиподы с переменным образом жизни. В основном это мелкие литоральные формы. Они могут вести попеременно и нектобентический, и фитофильный, и зарывающийся образ жизни. Тело этих животных компактное, гаммаровидное, в морфологии сочетаются черты активных пловцов (хорошо развитые уроподы 3 с перистыми щетинками) и роющихся видов (густые щетинки на базиподитах переоподов). К ним относятся *Gmelinoides fasciatus*, известный своей очень широкой экологической валентностью (Бекман, 1962; Механикова, 2000; и др.), а также некоторые виды рода *Micruropus*, в частности, *M. wohlii wohlii*, *M. wohlii platycercus*. Виды этой группы могут проявлять особенно большую активность в миграциях. Так, *M. wohlii platycercus* определен мною из сборов О.А. Тимошкина, С.Г. Шубенкова и моих собственных в поверхностных водах пелагиали (как ночью, так и днем) над глубинами от 150 до 800 м. Летом 2000 г. нам довелось в губе Песчанка в Малое море наблюдать в утреннее время горизонтальную миграцию вдоль берега огромных масс особей *G. fasciatus* (см. «Послесловие»).

Класс 4. Симбиотические амфиподы

В первоначальном варианте системы (Тахтеев, 2000б) этот класс назывался «Паразитические амфиподы» и включал две экоморфы: паразиты губок и паразиты амфипод. Однако корректность названия первой из них вызывает сомнения. С одной стороны, с губками прочно связаны не только вооруженные формы, но и гладкотелые. В первую очередь это *Eulimnogammarus (Eurybiogammarus) violaceus*, сидящий не просто на поверхности губки, а выгрызающий в ней отверстия-дупла. При анализе содержимого кишечного тракта у этого вида в составе пищевого комка обнаружено преобладание спикул губок, причем не отдельных, а спаянных друг с другом (Morino et al., 2000). С другой стороны, заключение о паразитическом характере отношений с губкой у *Brandtia parasitica* базировалось на неподтвержденных устных сообщениях. Этот вопрос пока не решен; так, в период опускания на дно колоний диатомовых водорослей *Aulacoseira baicalensis* (доминант весеннего фитопланктона) в кишечниках снятых с губок *B. parasitica* И.В. Механиковой обнаружены преимущественно остатки створок водорослей этого вида (Тимошкин и др., 2000). Характер взаимоотношений *B. parasitica* и губок сем. Lubomirskiidae могут носить характер

комменсализма. Исходя из сказанного, первую из упоминавшихся жизненных форм приходится подразделить на две и употреблять в отношении них не термин «паразитизм», а более «осторожный» и более широкий термин «симбиоз».

4.1. Симбионты губок (спонгиофилы). Рачки небольших, реже средних размеров, с развитыми темными глазами, прочными и цепкими переоподами. Встречаются только на байкальских губках семейства Lubomirskiidae.

4.1.1. Эпибионты губок. Малоподвижные рачки с широким компактным телом, прочными покровами, развитым кутикулярным вооружением. Прочно закрепляются конечностями на поверхности губок. Экоморфа представлена оригинальным, красиво раскрашенным видом *Brandtia (Spinacanthus) parasitica*. Вероятно, к этой же жизненной форме примыкает эндемик Ушканьих островов *Brandtia (Spinacanthus) insularis*, который в дражных и водолазных сборах непременно сочетается с губками.

4.1.2. Дуплогрызущие симбионты губок. Рачки типично гаммаровидного облика, с гладким телом. Проделывают в поверхности губки углубления, в которых помещаются целиком. Характерен усиленный ротовой аппарат – крупные и мощные зубцы мандибул и увеличенное до 14 количество игл на наружной пластинке максилл 1 (Morino et al., 2000).

4.2. Паразиты амфипод (оофаги). Обитают в выводковых камерах (марсупиумах) самок крупных видов нектобентических амфипод, питаясь их яйцами; встречаются также в жаберных полостях у обоих полов хозяина (Тахтеев, Механикова, 1993). Представители этой группы объединены в эндемичное семейство Pachyschesiidae (см. гл. 3). Тело самок гладкое, толстое, размеры небольшие, иногда средние. Переоподы короткие, цепкие, с подклешневидно устроенными проподитами. Глаза варьирующих размеров и формы, у живых особей обычно красные, розовые или белые. Уроподы 3 развиты умеренно, несут только простые щетинки. Ротовые органы слабые. Эпимеральные пластинки у большинства видов с пучками щетинок. В теле многочисленные жировые включения. Кутикула не толстая. Самцы значительно мельче самок или даже карликовые, с более стройным телом, но конечности также короткие и цепкие.

4.3. Экологически обусловленные параллелизмы

Как ясно уже из некоторых примеров, приведенных в предыдущем разделе и в главе 3, в Байкале и морских водоемах наблюдается формирование сходных жизненных форм ракообразных. Именно эти случаи и составляют примеры экологически обусловленных параллелизмов (конвергенций s.str.) между байкальской и морской фаунами. Несколько примеров подобного рода приведены в табл. 10.

Ранее (Takhteev, 1997) мною подробно рассмотрена аналогия прогонистых зарывающихся рачков рода *Plesiogammarus* (Байкал) с морскими амфиподами. Она связана с приспособлением рачков к постоянному оби-

танию в толще мягкого донного субстрата. Строение части видов плесиогаммарусов (*P. brevis* с подвидами, *P. timoshkini*; см. описание жизненной формы 3.3.3.1.2.) позволяет аналогизировать их с амфиподами-корофиидами (Corophiidae), свойственными в основном мягким грунтам морских водоемов (рис. 92). Имеется ряд особенностей внешней морфологии, более-менее общих для обеих обсуждаемых групп. Это, в частности: существенно редуцированные глаза и уроподы 3 (что наиболее ярко выражено у форм, группирующихся вокруг *P. brevis*), расположение глаз на заметно выдающейся вперед межантеннальной лопасти; крупные ладони гнатоподов (свойственные не всем, но многим корофиидам; см.: Lincoln, 1979); низкие сегменты тела, а также коксальные и эпимеральные пластинки; более короткие переоподы 5 по сравнению с 6 и 7; широкие стержни уроподов 1 и 2; короткий тельсон; небольшая (порядка 10 мм) длина тела и прогонистая его форма[6].

Таблица 10

Параллельное развитие аналогичных жизненных форм в Байкале и морях

Жизненная форма	В Байкале	В морях
1. Комаровидные пелагобионты	*Macrohectopus branickii*	Семейства Vitjazianidae, Hyperiopsidae (частично), роды *Eusirogenes, Pareusirogenes, Eusirella* и др.
2. Бентопелагические стервятники	Роды *Ommatogammarus, Polyacanthisca,* отчасти *Odontogammarus*	*Hirondellea gigas* Birst. Et Vinogr., многие виды сем. Lysianassidae и др.
3.3.2.1. Зарывающиеся псаммофилы со стройным телом	Род *Micruropus*	Род *Pontoporeia*
3.3.2.2. Зарывающиеся псаммофилы с толстым телом	Род *Crypturopus*	Виды рода *Niphargoides*
3.3.3.1.2. Зарывающиеся формы с удлиненным телом и редуцированными уроподами 3	*Plesiogammarus brevis* (с двумя подвидами), *P. timoshkini*	Сем. Corophiidae; подотряд Ingolfiellidea (предельный случай)
4.2. Паразиты жаберных полостей и марсупиальных сумок Malacostraca (малоподвижные рачки с цепкими когтями)	Род *Pachyschesis*	Многие Isopoda (Bopyridae и др.); в меньшей мере Amphipoda (например, *Cardiophilus baeri* Sars, 1896 в Каспийском море)

Таблица составлена по данным Бирштейна и Романовой (1968), Осадчих (1977), Гинецинской и Добровольского (1978), Мюллера (Müller, 1989), Беляева (1989), Виноградова (1992, 1997), Тахтеева (1995, Takhteev, 1997) и др. См. также гл. 3.

[6] У других байкальских амфипод, находящихся еще на промежуточном этапе формирования этой жизненной формы, населяющих поверхность ила и способных как зарываться в него, так и, по всей видимости, иногда всплывать, уроподы 3 нормальной длины, несут щетинки, и, кроме того, довольно крупные глаза. Это характерно для *Plesiogammarus gerstaeckeri*, *P. martinsoni*, некоторых представителей *Corophiomorphus*.

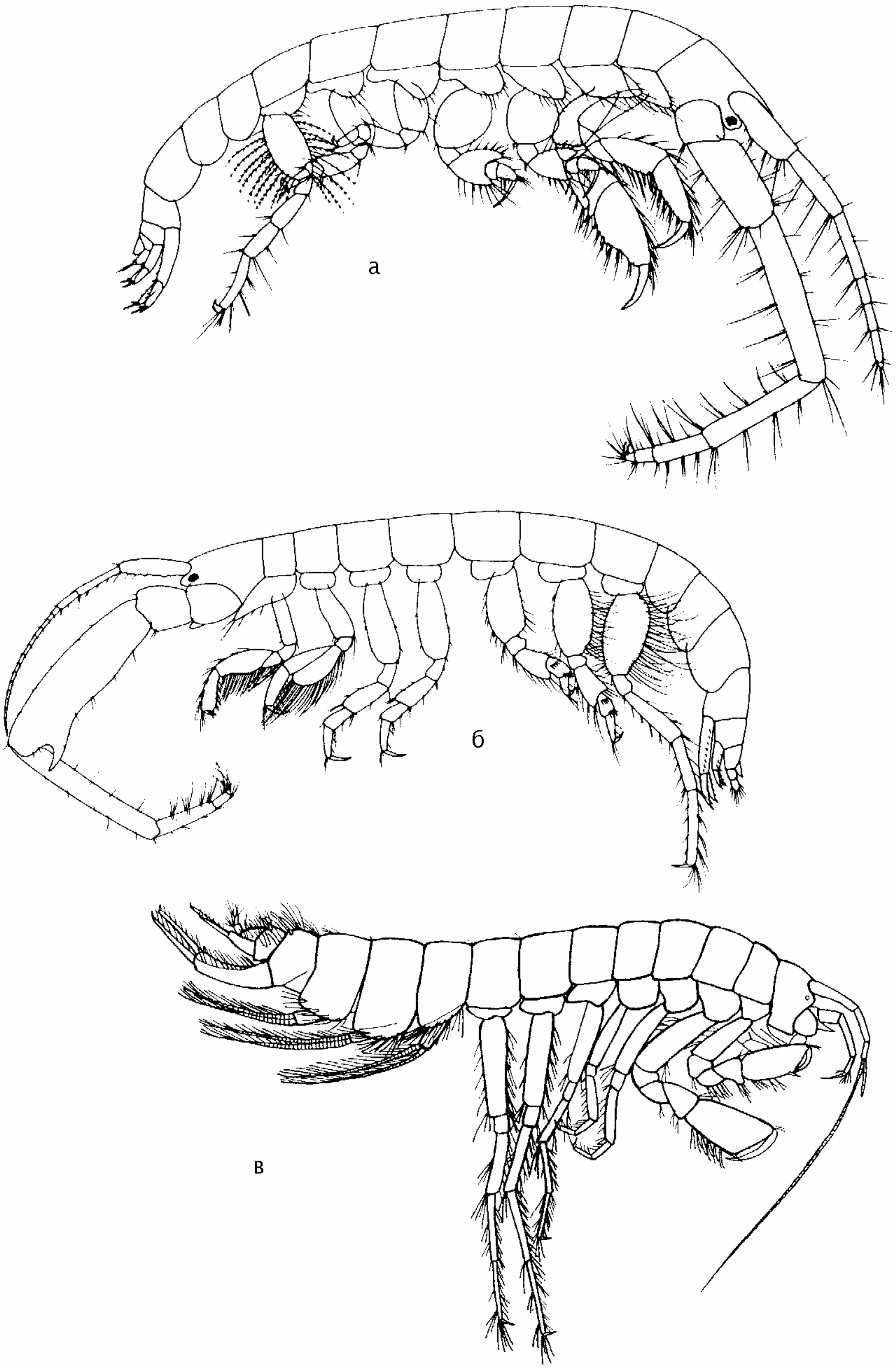


Рис. 92. Пример экологически обусловленного сходства у морских и байкальских обитателей мягких грунтов: а – *Siphonoecetes kroyeranus* Bate (сем. Corophiidae); б – *Corophium volutator* (Pallas) (сем. Corophiidae); в – *Plesiogammarus brevis mazepowae* Tachteew (сем. Acanthogammaridae) (а, б – по Lincoln, 1979; в – по Takhteev, 1997).

Здесь может возникнуть следующее возражение. Большинство представителей Corophiidae обитает в построенных ими трубках, а у байкальских зарывающихся *Plesiogammarus* трубки пока неизвестны. Однако корофииды в огромном количестве населяют пески и илы обширных пространств приливно-отливной и сублиторальной зоны морей, и их трубки

нередко формируются в толще мягких грунтов. Плесиогаммарусам приходится постоянно рыться в грунте. Скорее всего, трубки им просто не нужны, поскольку в Байкале пригодные для их обитания грунты распространены, как правило, вне досягаемости для взмучивающего действия волн. Габитус тела (низкие брюшные сегменты, выпрямленные в естественном состоянии) говорит тем не менее об утрате необходимости совершать характерные для гаммарид прыжки путем резкого распрямления мета- и уросомы. При редукции необходимых для плавания рулевых конечностей – уроподов 3 (*P. brevis* с подвидами, *P. timoshkini*), плеоподы рачков развиты хорошо и служат, несомненно, для аэрации жаберной полости. Нормальный же газообмен может быть обеспечен, если эта полость не подвергается плотному забиванию частицами грунта. Значит, при зарывании животных возле них должно оставаться небольшое пространство, свободное от грунта – некое подобие трубки корофиид. С другой стороны, сидящие в своих убежищах Corophiidae не изолированы полностью от грунта, а напротив, постоянно прогоняют его через трубку, отбирая при этом пищевые частицы (Gruner et al., 1993).

Свойственные данной жизненной форме морфологические черты еще более сильно и даже гипертрофированно выражены у инголфиеллид (амфипод подотряда Ingolfiellidea), являющихся уже постоянными обитателями морской интерстициали и по ней проникающими нередко и в подземные воды суши.

Таким образом, байкальские амфиподы иллюстрируют этапы пути, по которому в морях шло становление обитателей интерстициали, имеющих (в сравнении с «байкальцами») гораздо более ярко выраженные соответствующие морфологические изменения.

Совершенно определенно просматривается экологическая аналогия толстотелых псаммофилов – байкальских *Crypturopus* и каспийских *Niphargoides*. Последние обитают в основном на глубинах менее 100 м (иногда более) на песках, заиленных песках, илах (Бирштейн, Романова, 1968). Их характеризует сходство по общему габитусу тела (расширенное, компактное), его размерам (длина от 4-5 до 15-18 мм); и у тех, и у других обе пары антенн короткие, коксальные пластинки крупные, базиподит переопода 7 широкий, со спускающейся вниз лопастью, конечности с густыми щетинками и т.д.

Могут быть приведены и другие примеры – с некоторой долей условности, поскольку пока что можно лишь предположительно говорить о сходном образе жизни. Так, вероятным экологическим аналогом представителей байкальского рода *Homocerisca* является вид *Guernea reduncans* (J.L.Barnard, 1958), населяющий чистые и заиленные пески примерно до глубины 100 м у побережья Северной Америки (Bousfield, Kendall, 1994). Ряд особенностей морфологии *G. reduncans* совершенно аналогичен таковым у *Homocerisca* spp.: малая длина тела (2,4-2,5 мм); компактная его форма; короткие антенны, в 1 паре которых базальный членик толстый, придаточный жгутик редуцирован; слабые гнатоподы; широкие базиподи-

ты переоподов (особенно 5 и 7 пар); короткие уроподы 3.

Также вероятно, что экологическими аналогами представителей номинативного подрода байкальского рода *Hyalellopsis* окажутся мелководные океанические амфиподы рода *Nannonyx* из сем. Lysianassidae. У них также целый ряд особенностей морфологии, как у видов *Hyalellopsis*: мелкие размеры (4-5 мм), компактное толстое тело, короткие конечности, широкие коксы и базиподиты задней группы переоподов, короткие уроподы, особенно 3-й пары, в которых стержень широкий, а наружная ветвь короче стержня (Lincoln, 1979, p. 64-67). Также к *Hyalellopsis* приближается арктический холодноводный *Menigrates obtusifrons* (Boeck, 1861) из того же семейства – хотя размеры его несколько больше (до 13 мм), ему свойственны те же признаки, и вдобавок голова сбоку частично прикрыта коксой 1 (Lincoln,1979, p. 92-93), как это часто бывает у *Hyalellopsis*.

Ряд других представителей лисианассид (конкретно, из родов *Orchomene, Anonyx, Lysianassa* и др.), обитающих в основном на глубинах в десятки и сотни метров, могут, по-видимому, считаться аналогами байкальских *Echiuropus*. Им свойственны: длинные, округлые коксальные пластинки; крупные, высокие глаза, иногда расширенные книзу (по типу *E. seidlitzii*) или даже вырезанные сзади (как у *E. pulchellus*); толстый и недлинный базальный членик стержня антенн 1 и значительно более короткие 2-й и 3-й членики; широкие, с округленной лопастью базиподиты задней группы переоподов, в сравнении с которыми прочие членики тонкие.

Из других примеров можно упомянуть очень показательное сходство подземных (гипогейных) бокоплавов из различных родов (Bousfield, Shih, 1994); это сходство явно обусловлено экологически.

Очень часто в биологической литературе, в случае обнаружения яркого сходства у организмов, разобщенных филогенетически (т.е. у представителей разных таксономических групп) или биогеографически (пространственное разобщение в течение длительного времени), утверждается, что такое сходство конвергентное. В этих случаях мы сталкиваемся либо со слишком широким пониманием термина «конвергенция», либо с априорным постулированием того, что на самом деле должно *доказываться*. В отношении байкальских амфипод число примеров экологически обусловленных (конвергентных) параллелей со временем наверняка будет увеличиваться, но прежде чем утверждать наличие конвергенции, для каждого конкретного примера необходимо доказать сходство условий обитания в двух сравниваемых водоемах, а также то, что сходные морфологические особенности имеют безусловно одно и то же адаптивное значение, то есть должны быть четко сформулированы адаптивные интерпретации, на чем настаивал С.В. Мейен (1990). Если это доказать не удается, то тогда морфологическое сходство может являться номогенетическим параллелизмом.

4.4. Номогенетические параллелизмы

У амфипод показательные, на мой взгляд, примеры номогенетических сходств можно найти в строении их покровов. К их числу можно отнести сходство в ультраструктурной организации кутикулы (поры, микротрихи, полигоны) у различных байкальских и небайкальских форм, причем нередко у *совершенно различных* жизненных форм (Механикова и др., неопубликованные данные электронно-микроскопических исследований). С любезного разрешения И.В. Механиковой приведем здесь только два примера, касающихся байкальских паразитических амфипод рода *Pachyschesis* (Gammaridea) и морских блох (Talitroidea), населяющих литоральную зону морей, как правило, выше уреза воды. Сведения о микроструктуре кутикулы последних взяты из работы К. Хелкроу (Halcrow, 1993).

Так, можно наблюдать сходную структуру и расположение пор на кутикуле у *Pachyschesis bazikalovae* и *Orchestia grillus*; у того и другого поры крупные, голые, без явно видимых на поверхности микротрих. Другой пример – *Pachyschesis acanthogammarii* и *Allorchestes angusta*: для них обоих свойственны обильные поры с шишковидными микротрихами, заполняющие каждый полигон кутикулы.

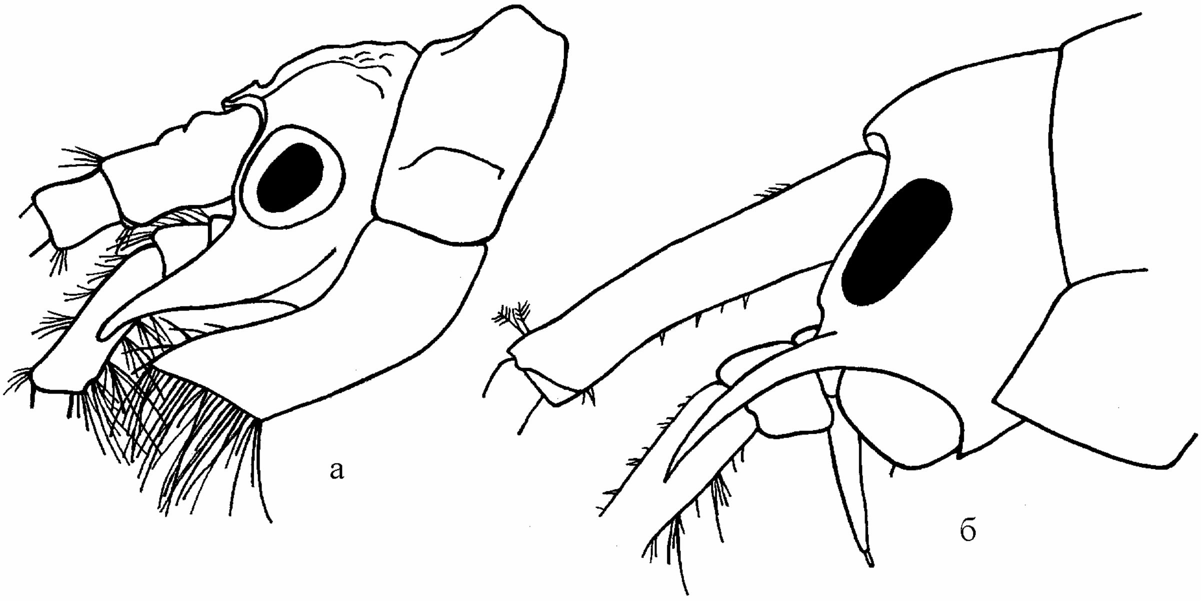


Рис. 93. Пример наличия сходного морфологического образования (вытянутый в зубец нижний угол межантеннальной лопасти) у амфипод различных жизненных форм: а – *Acanthogammarus subbrevispinus*; б – *Ceratogammarus dybowskii*.

Однако нередко удивительные сходства можно наблюдать невооруженным глазом. Речь – о кутикулярном вооружении тела амфипод. Примеры номогенетических параллелизмов имеются и в самом Байкале. Так, можно отметить наличие сходного образования у видов рода *Ceratogammarus* (*C. dybowskii, C. cornutus*) и у *Acanthogammarus subbrevispinus* (рис. 93), а именно – нижний угол межантеннальной лопасти у них обоих превращен в длинный, изогнутый, заостренный зубец. Представители *Ceratogammarus* относятся к жизненной форме плоскотелых нектобентических

амфипод (ведущих камбалоподобный образ жизни), а *A. subbrevispinus* – к прямоплавам. Да и прочие особенности их морфологии не имеют больше ничего общего. Я не вижу совершенно никаких версий, позволяющих объяснить возникновение упомянутого зубца у представителей разных родов под влиянием каких-то сходных условий (однонаправленного отбора). Примечательно, что у третьего вида рода *Ceratogammarus* – *C. acerus*, межантеннальная лопасть хоть и удлиненная, но плавно закругленная, и такого зубца не образует.

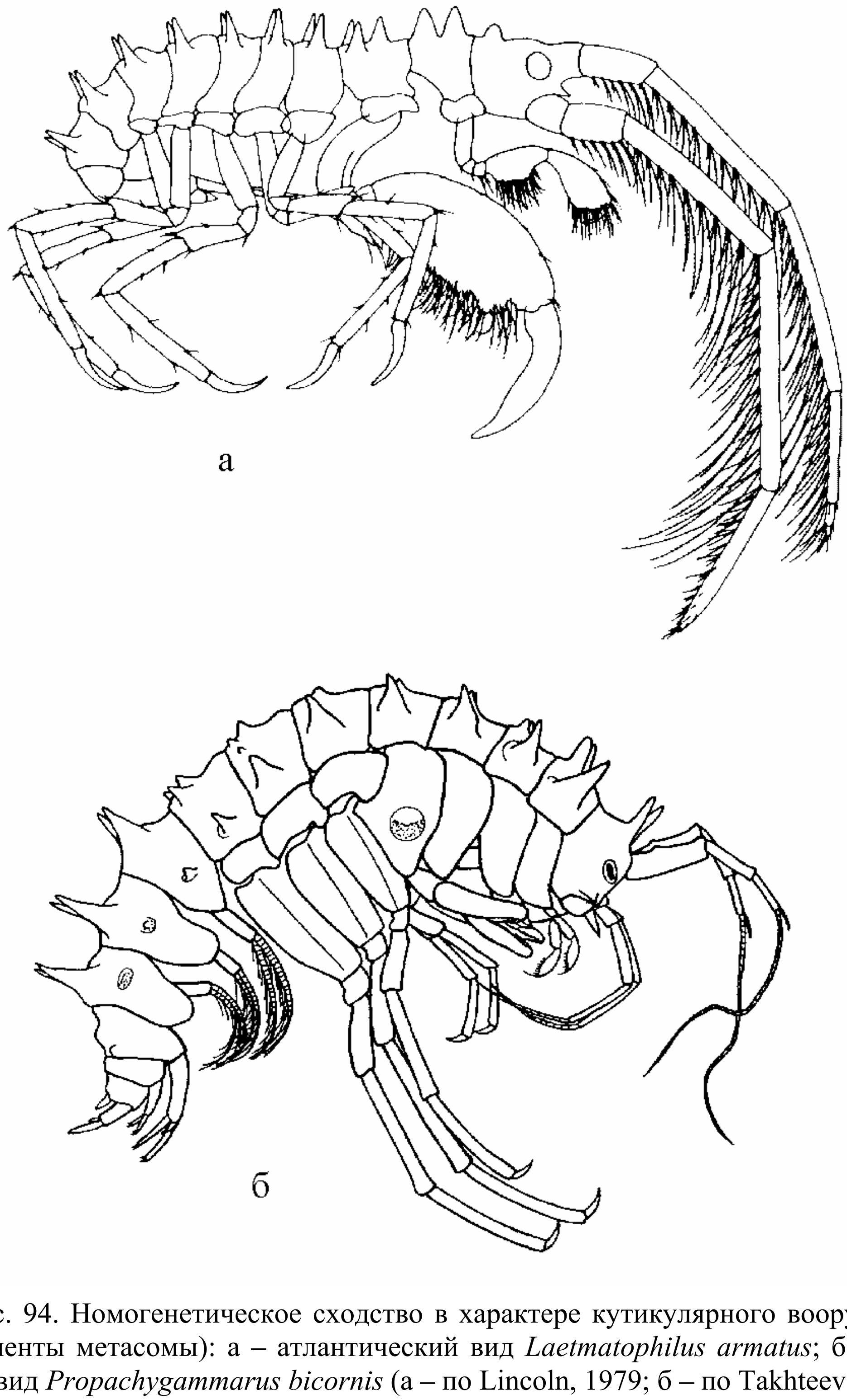


Рис. 94. Номогенетическое сходство в характере кутикулярного вооружения тела (сегменты метасомы): а – атлантический вид *Laetmatophilus armatus*; б – байкальский вид *Propachygammarus bicornis* (а – по Lincoln, 1979; б – по Takhteev, 2000).

Еще более яркие и удивительные параллелизмы обнаруживаются при сравнении байкальских форм с теми или иными морскими. На рис. 94,а можно видеть морской вид *Laetmatophilus armatus* (Norman, 1869) (сем. Podoceridae), находки которого приурочены к Северо-восточной Атлантике, северному и западному побережью Норвегии, Бискайскому заливу и Средиземному морю, к глубинам 35-900 м (Lincoln, 1979). На части сегментов тела (на метасоме) кутикулярное вооружение имеет совершенно сходный характер с таковым у представителей байкальского рода *Propachygammarus* (см. гл. 2.1.) – вертикально (не наклонно!) поставленные пары зубцов боковых рядов. Изображенный на рис. 94,б вид *P. bicornis* в Байкале является локальным эндемиком мелководного пролива Ольхонские Ворота, обитая на глубинах 35-40 м. Пролив ежегодно зарастает обильной водной растительностью; скорее всего, *P. bicornis* ведет фитофильный образ жизни. Он явно отличается от такового *L. armatus*, характеризующегося широкой эврибатностью. И, несмотря на упомянутое сходство в вооружении, эти два вида не имеют ничего общего в строении головы, антенн, коксальных пластинок, гнатоподов и переоподов. Относятся они явно к различным жизненным формам, и экологические причины обсуждаемого сходства приходится исключить.

И в пределах самого Байкала разные виды рода *Propachygammarus* ведут различный образ жизни, имея при этом одинаковый характер вооружения. Так, *P. maximus* населяет прибрежную отмель у Ушканьих островов и в прилегающих районах, встречаясь на камнях, покрытых водорослями и корковыми наростами губок; *P. dryshenkoi* – глубоководная нектобентическая форма (из группы прямоплавов), встречающаяся в траловых сборах на илистых грунтах, а *P. lamellispinus*, с его депигментированными в фиксированном состоянии глазами, относится, по-видимому, к жизненной форме панцирных пелофилов и способен зарываться в ил. Поэтому невозможно как-либо увязывать отмеченную морфологическую особенность (вертикально поставленные зубцы на метасоме) с образом жизни рачков; иными словами, этой особенности невозможно дать адаптивную интерпретацию.

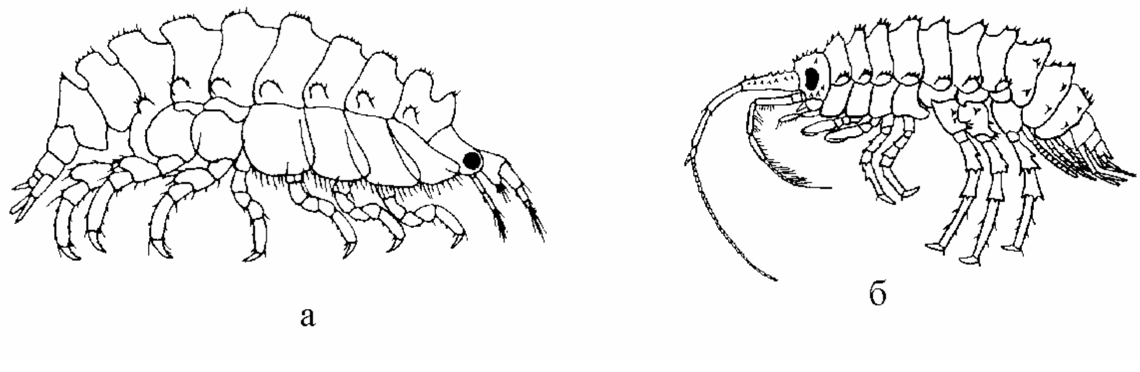


Рис. 95. Номогенетическое сходство в характере кутикулярного вооружения тела (срединный и краевые ряды возвышений): а – морской вид *Pereionotus testudo*; б – байкальский вид *Brandtia (Spinacanthus) parasitica* (а – по Lincoln, 1979; б – по Kamaltynov et al., 1993).

На рис. 95 представлен еще один пример сходства в вооружении тела, которое, по моему убеждению, является номогенетическим. Первый вид, *Pereionotus testudo* (Montague, 1808) (сем. Phliantidae), известен из вод вдоль атлантического побережья Европы, Средиземного и Красного морей, обычно отлавливается в нижней части прибрежной каменистой полосы, среди *Corallina* и другой мелкой растительности (Lincoln, 1979). Второй вид, *Brandtia parasitica*, является типичным и при этом облигатным эпибионтом байкальских губок, обитая на глубине от 1 до 60 м (Bekman et al., 1998). И у того, и у другого наблюдается совершенно сходное устойство вооружения тела (срединный и краевые ряды). Сразу отметим, что такой же характер вооружения свойствен большинству других видов рода *Brandtia* (sensu: Базикалова, 1948б), обитающих как на голых камнях, так и на обрастающих их губках, а также некоторым представителям другого байкальского рода – *Hyalellopsis*, населяющим разнообразные типы субстратов, от камней до илов (Базикалова, 1945).

В то же время другие амфиподы, обитающие на губках, могут иметь совершенно гладкое тело. Это касается как байкальских форм (*Eulimnogammarus violaceus*), так и морских, например, *Perrierella audouiniana* (Bate, 1857) или *Aristias neglectus* Hansen, 1887 (см.: Lincoln, 1979, с. 46-47, 60-61). В. Вадер (Vader, 1984) делает обзор 19 морских видов амфипод из 14 родов и 7 семейств, ассоциированных с губками и (или) с асцидиями в водах Норвегии, и отмечает как общую их особенность отсутствие выраженных морфологических адаптаций к такому образу жизни. Следовательно, наличие вооружения или его отсутствие у этих жизненных форм не удается трактовать как адаптацию.

Выше уже упоминались замечательные примеры развития «акантогаммарного» типа вооружения у амфипод из водоемов, находящихся в разных полушариях (Байкал, Титикака, Антарктический океан) (ср.: Andres, 1990; De Broyer, Klages, 1991; Dejoux, 1992a; Martens, 1997). Они, по всей видимости, также могут трактоваться как случаи номогенетических параллелизмов.

Еще одна группа примеров связана с независимым возникновением острых, направленных назад кутикулярных зубцов по задним краям сегментов метасомы, наблюдающихся у байкальского рода *Pallasea* (номинативный подрод; см. гл. 2.1.), североатлантического вида *Gitanopsis bispinosa* (Boeck, 1871) (сем. Amphilochidae; Lincoln, 1979, Fig. 73), бореально-атлантического *Melita gladiosa* Bate, 1862 (сем. Melitidae; Lincoln, 1979, Fig. 141) и циркумполярного антарктического *Gnathiphimedia sexdentata* (Schellenberg, 1926) (сем. Acanthozomatidae; Andres, 1990, Fig. 277). Следует заметить, что последний из названных видов населяет глубины свыше 700 м (Andres, 1990, с. 138), в то время как байкальские *Pallasea* s. str. – мелководные, нередко фитофильные виды.

Можно также привести ряд примеров амфипод с различным образом жизни, но у которых имеется одинаково устроенный срединный ряд вооружения – в виде сплющенных с боков килей, срезанных с переднего кон-

ца и заостренных с заднего. Среди байкальских форм такая структура наблюдается у *Carinogammarus wagii* (см.: Базикалова, 1945, табл. LI, фиг. 2) и *C. wagii pallidus*; среди морских – у представителей семейств Atylidae, Epimeriidae (= Paramphithoidae), Gammarellidae (= Calliopiidae; виды рода *Gammarellus*), Eusiridae, Gammaracanthidae (*Gammaracanthus* spp.) и др. (Lincoln, 1979; Bousfield, 1989; Andres, 1990; Bousfield, Kendall, 1994).

Автор не оставляет надежды, что со временем появится возможность построить общую схему организации биоразнообразия в отряде амфипод, провести его мероно-таксономический анализ и расположить в единые ряды морфологической изменчивости обитателей самых разных водоемов, морских и континенальных. Все отчетливее прорисовывается и параллелизм в развитии экосистем в целом, и это, по-видимому, неизбежно, поскольку эволюцию видов необходимо рассматривать в неразрывной связи с эволюцией экосистем (Левченко, 1993).

Глава 5
НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ БОКОПЛАВОВ В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

Эволюция эндемичной фауны Байкала – одна из наиболее активно обсуждаемых в литературе тем. Однако в этой теме, как и в эволюционной биологии в целом, достаточно много спекуляций, априорных, недоказанных утверждений. В частности, в отношении амфипод речь иногда идет об эволюционных «сценариях», не имеющих под собой на самом деле достаточно убедительной фактической базы, или о сомнительных временных экстраполяциях, основанных на гипотезе «молекулярных часов» (см. гл. 1). Поэтому, обсуждая проблемы эволюции, очень важно определиться, о чем мы в настоящее время можем говорить уверенно, о чем – с некоторыми допущениями и о чем – лишь как о вероятных возможностях.

Исходя из этого, проблему эволюции байкальской фауны можно подразделить на три составляющие: 1) тенденции, или направления внутриозерной эволюции; 2) ее факторы и 3) ее механизмы. В настоящее время мы в состоянии сравнительно полно описывать первую составляющую. Гораздо меньше мы знаем о факторах (или движущих силах) эволюции фауны Байкала, и совсем мало – об ее механизмах. Вскрытие последних требует развернутых генетических и молекулярно-биологических исследований, не сводящихся (как уже говорилось в главе 1) к одной лишь геносистематике, для чего нужна специально разработанная исследовательская программа.

Таким образом, имеющиеся в настоящее время данные о таксономическом составе амфипод Байкала, их горизонтальном и вертикальном распределении, времени размножения и популяционных характеристиках, миграциях, реакции на различные значения гидростатического давления, температуры воды, других физиологических параметров (многие опубликованные по этим темам работы упомянуты во «Введении») дают нам возможность обстоятельного описания основных направлений эволюции этой группы животных в озере. Однако этих данных, даже в увязке с многочисленными исследованиями геологической истории байкальской впадины, на мой взгляд, совершенно недостаточно, чтобы выстраивать какие-либо развернутые «сценарии». До этого, по-видимому, еще очень далеко. Пока что можно говорить о той или иной временно́й привязке лишь некоторых эволюционных событий, происходивших в ходе формирования Байкала.

Итак, на основании изложенного в предыдущих главах материала и с использованием других публикаций, как моих, так и других авторов, можно рассмотреть основные направления эндемичного внутриозерного развития байкальской фауны амфипод. Иными словами, опишем, какими путями шла (и может пойти в дальнейшем) их эволюция. Краткая характеристика этих направлений содержалась в нескольких предыдущих работах (Тахтеев, 1994а,б, 1998а; Takhteev, 2000).

5.1. Батиметрическая дифференциация (дифференциация по зонам глубин)

Эта тенденция хорошо выражена в ряде политипических и олиготипических родов байкальских амфипод. В ходе этого процесса близкородственные виды расходятся по разным диапазонам глубин. Мною она ранее продемонстрирована на примере полиморфного рода *Poekilogammarus* (Тахтеев, 1994б; Tachteew, 1995). Схема может быть дополнена с учетом недавно опубликованного дополнения к ревизии этого рода (Тахтеев, 2000а). По глубинам обитания виды рода *Poekilogammarus* подразделяются на четыре группы.

1. Мелководные (литоральные), глубина обитания которых, по-видимому, не превышает 50-метровой отметки. Сюда относятся большинство форм подрода *Onychogammarus*: *P. megonychus megonychus, P. crassimanus, P. erinaceus, P. araneolus, P. longipes, P. dorogostajskii dorogostajskii, P. dorogostajskii pygoacanthus*. 2. Преимущественно мелководные (сублиторальные), обитающие в основном в той же зоне глубин, но достигающие 100 м и более. К ним можно причислить *P. megonychus perpolitus* и *P. pictoides* из подрода *Onychogammarus*, *P. rectirostris* из *Variogammarus* и *P. rostratus brevirostris* из *Rostrogammarus*. 3. Эврибатные, которые встречаются от первых метров или десятков метров глубины до сотен метров; основная зона их обитания, как правило, ниже 100 м. Это *P. pictus* и *P. sukaczewi* из подрода *Poekilogammarus* s. str., *P. megonychoides* из *Onychogammarus*, *P. curvirostris* из *Variogammarus*, *P. talitrus talitrus* и *P. rostratus longirostris* из *Rostrogammarus*. 4. Преимущественно глубоководные формы; они обитают на глубинах в сотни метров, переходят 500-метровый рубеж, обозначаемый как нижняя подзона байкальской абиссали (Кожов, 1962); лишь изредка отдельные представители могут быть встречены на глубинах менее 100 м. Сюда относятся *P. talitrus orchestes* и *P. rostratus amblyops* из подрода *Rostrogammarus* и все представители подрода *Bathygammarus*.

Подобное подразделение по глубине обитания на четыре группы может быть перенесено на всю байкальскую фауну амфипод.

В пределах рода *Odontogammarus* батиметрическая дифференциация находится на несколько более ранней стадии; большинство видов и подвидов этого рода встречаются, согласно упомянутой схеме вертикальной зональности М.М. Кожова (1962), в сублиторальной и супраабиссальной зонах, на глубинах от 30 до 200 м, хотя в небольшом числе попадаются как на меньших, так и на несколько больших глубинах. Однако два таксона обитают на глубинах, превышающих 400 м – *O. bekmanae* и *O. calcaratus caeculus* (Тахтеев, 1999б).

Батиметрическая дифференциация отчетливо наблюдается также в родах *Acanthogammarus*, *Echiuropus*, *Eulimnogammarus* (sensu: Bazikalova, 1945), и менее ярко – в некоторых других. В то же время некоторые роды

свойственны полностью или преимущественно лишь малым или большим глубинам. Тщательная ревизия рода *Micruropus*, проведенная А.Я. Базикаловой (1962), показала, что этот род – мелководный, и лишь изредка его представители (например, *M. parvulus*) характерны для глубин, превышающих 100 м. Если принять к сведению данные молекулярной биологии о том, что род *Micruropus* – один из наиболее древних в фауне байкальских амфипод (Огарков, 1999), то в этом случае требует объяснения парадокс: почему, в отличие от многих исторически более молодых родов, *Micruropus* так и не освоил большие глубины Байкала. К числу мелководных родов можно, очевидно, отнести также *Pallasea* – с учетом проведенной в этой книге ревизии. Однако в случае с *Pallasea* можно предполагать относительно позднюю колонизацию Байкала предками этого рода, а наиболее продвинутые представители семейства Pallaseidae, освоившие отчасти большие глубины озера, принадлежат к выше рассмотренному роду *Poekilogammarus*.

Таблица 11

Уточненный список видов амфипод, обнаруженных только в нижней подзоне абиссали (глубже 500 м)

Вид	Глубина встречаемости, м
1. *Abyssogammarus gracilis* Sow.	625
2. *Cheirogammarus inflatus* Sow.*	790
3. *Corophiomorphus calceolatus* (Sow.)	1240
4. *Eulimnogammarus (?) abyssalis* (Sow.)**	1200
5. *E. parvexiformis* Baz.	560-610
6. *E. rachmanowi* (Sow.)	900
7. *Heterogammarus (?) ignotus* (Dyb.)**	800-900
8. *Heterogammarus (?) incertus* Sow.**	890
9. *Lobogammarus latus* Baz.***	(470?) 600-731
10. *Pachyschesis rarus* Tacht.	775-1050
11. *P. vorax* Tacht.	775-1080
12. *Poekilogammarus rostratus amblyops* Baz.	503-650
13. *Polyacanthisca calceolata* Baz.	1570-1641

Примечания: * В.Ч. Дорогостайский (1936) указывает этот вид для Баргузинского залива, для глубины 240 м, но ввиду утраты его материала проверить это определение невозможно. ** Сомнительные и недостаточно полно описанные виды. *** Вид обнаружен в 2000 г. при тралении в диапазоне от 600 до 470 м (Тахтеев, 2000в).

С другой стороны, в Байкале имеются таксоны амфипод, не отмечающиеся выше границы абиссальной зоны, проходящей, согласно М.М. Кожову (1962), по изобате 250 м. Так, например, *Garjajewia sarsi* начинает изредка и немногочисленно встречаться именно ниже этой отметки, а массовым видом (в числе нектобентических форм) становится глубже 500 м.

Вместе с тем, следует отметить, что количество ультраглубоководных форм, встречающихся только на глубинах свыше 500 м, невелико. М.Ю. Бекман (1984) насчитала их 18. Наши последующие исследования (Механикова, Тахтеев, 1991; Tachteew, 1995; Тахтеев, Механикова, 1996; Тахтеев, 1999б, и др.) уменьшили этот список (табл. 11); в нем, за единич-

ными исключениями, остались только виды, встречающиеся чрезвычайно редко или даже описанные по однократным находкам. Даже из рода *Pachyschesis*, в основном глубоководного, не отмечены выше 500 м лишь два вида (*P. vorax* и *P. rarus*).

Батиметрическая дифференциация может быть не абсолютной, а относительной. В последнем случае диапазоны глубин обитания близкородственных форм могут перекрываться, но один вид (или одна часть видов) преобладает на меньших глубинах, а другой (или другая часть) – на более значительных. В качестве примера можно привести два вида рода *Garjajewia* – *G. cabanisii* (Dybowsky, 1874) и *G. sarsi* Sowinsky, 1915 (рис. 96). Как установлено в результате обработки многочисленных траловых сборов, оба вида имеют большей частью совпадающие диапазоны глубин встречаемости, однако соотношение плотностей их популяций меняется с увеличением глубины (Тахтеев, Механикова, 1996).

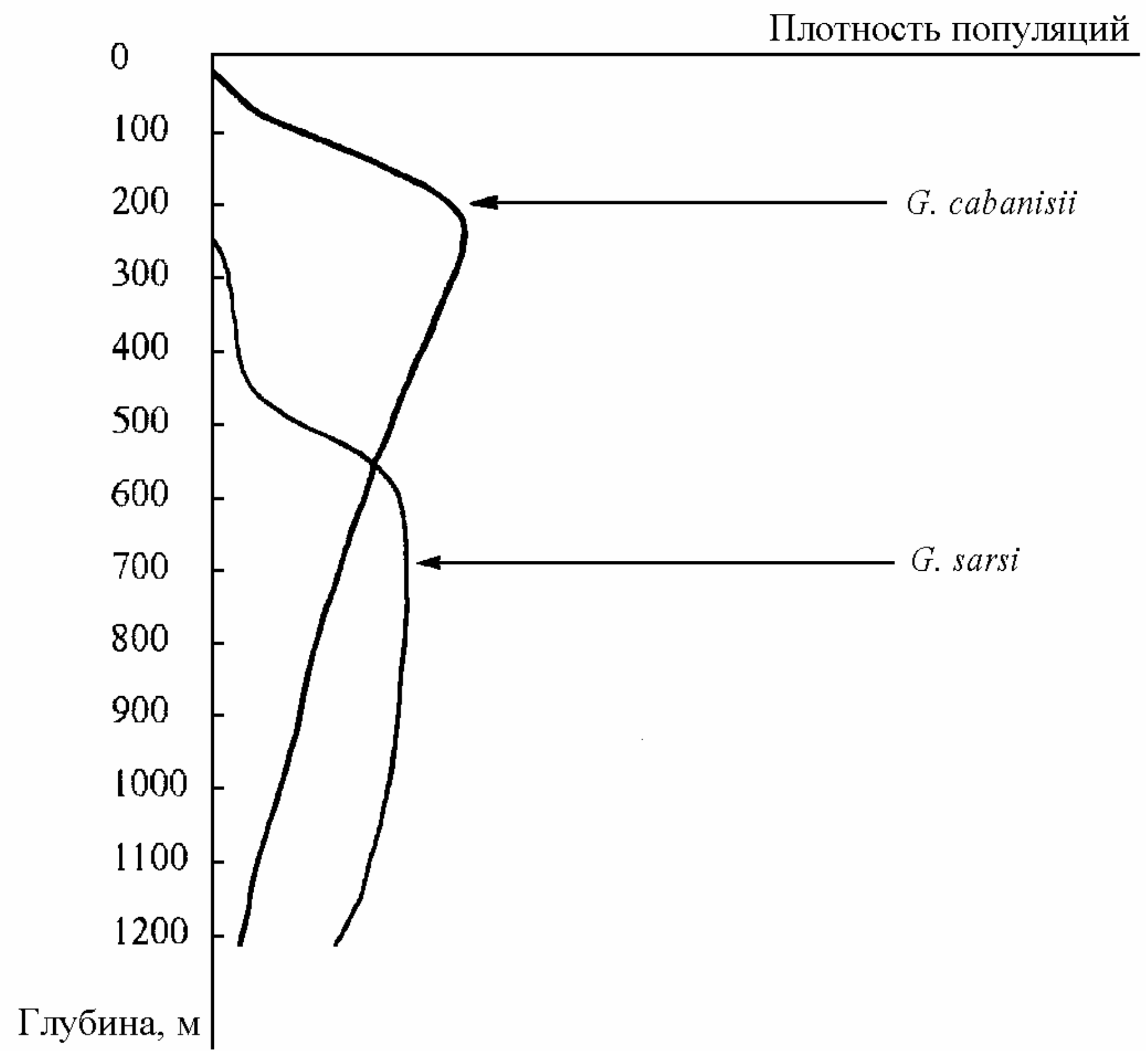


Рис. 96. Батиметрическая дифференциация по плотности популяций у двух близких видов, *Garjajewia cabanisii* и *Garjajewia sarsi*. Плотность популяций – в условных единицах на основе данных о процентных долях обоих видов в траловых сборах

Причины, вызывающие вертикальную дифференциацию байкальских амфипод, пока не вполне ясны. Определенную роль, конечно, играет разница в распространении преобладающих биотопов на различных глубинах Например, илистые грунты обширно распространены в абиссальной зоне и лишь в отдельных участках озера, в частности, у дельты Селенги, встречаются на литорали. Можно предполагать значимость гидростатического давления, возрастающего с увеличением глубины. Однако экспериментальные работы, проведенные на нескольких литоральных видах из родов *Pallasea* и *Eulimnogammarus* с использованием барокамеры, показали, что первые изменения в поведении рачков (повышение локомоторной активности), наблюдаются только при давлении в 15 атмосфер или более, что соответствует естественному давлению воды на глубинах, превышающих 150 м (Брауер и др., 1980; Brauer et al., 1980). Но поскольку основная часть биоразнообразия байкальских амфипод обитает на глубинах менее этой отметки, можно полагать, что различия в гидростатическом давлении играют незначительную роль в батиметрической изоляции видов.

С учетом сказанного также можно допустить, что прогрессирующее увеличение глубины в ходе формирования байкальской впадины само по себе не играло ведущей роли в возникновении новых форм амфипод. В этой же связи следует заметить, что Байкал стал ультраглубоководным озером (с глубинами, превышающими 500 м) только в пределах плейстоцена («Палеолимнологические…», 1989).

То, что дифференциация по зонам глубин является одним из основных проявлений эволюции многих групп морской фауны – факт общеизвестный. Поэтому мы здесь не останавливаемся на примерах, а лишь констатируем, что в Байкале и морских водоемах мы имеем дело с одним и тем же явлением. Более того, в литературе имеются прямые указания на сходство в вертикальном распределении перакаридных ракообразных Байкала и Каспия (Тарасов, 1997).

5.2. Дифференциация по сезону размножения

Этот процесс обнаруживается у близкородственных форм, обитающих на малых глубинах. У них возникли различия в периоде спаривания и вынашивания яиц (рис. 97). Так, например, виды *Gmelinoides fasciatus, Micruropus wohlii* и *Eulimnogammarus cyaneus* размножаются в летне-осенний период; другие виды – в зимне-весенний, такие как *Eulimnogammarus verrucosus, E. viridis, E. maackii, E. vittatus, E. marituji, Pallasea cancellus, P. cancelloides* (Базикалова, 1941, 1951б; Гаврилов, 1949; Тахтеев, Говорухина, неопубл. данные).

В противоположность мелководным обитателям, многие глубоководные нектобентические амфиподы (виды родов *Acanthogammarus, Garjajewia, Paragarjajewia* и др.), бентопелагические стервятники (*Ommatogammarus*), а также истинно пелагический представитель (*Macrohectopus branickii*) размножаются непрерывно в течение года. Однако даже у этих форм

обнаруживаются один либо два сезонных максимума репродуктивной активности, когда доля яйценосных самок в популяции достигает наибольших значений (см. рис. 97).

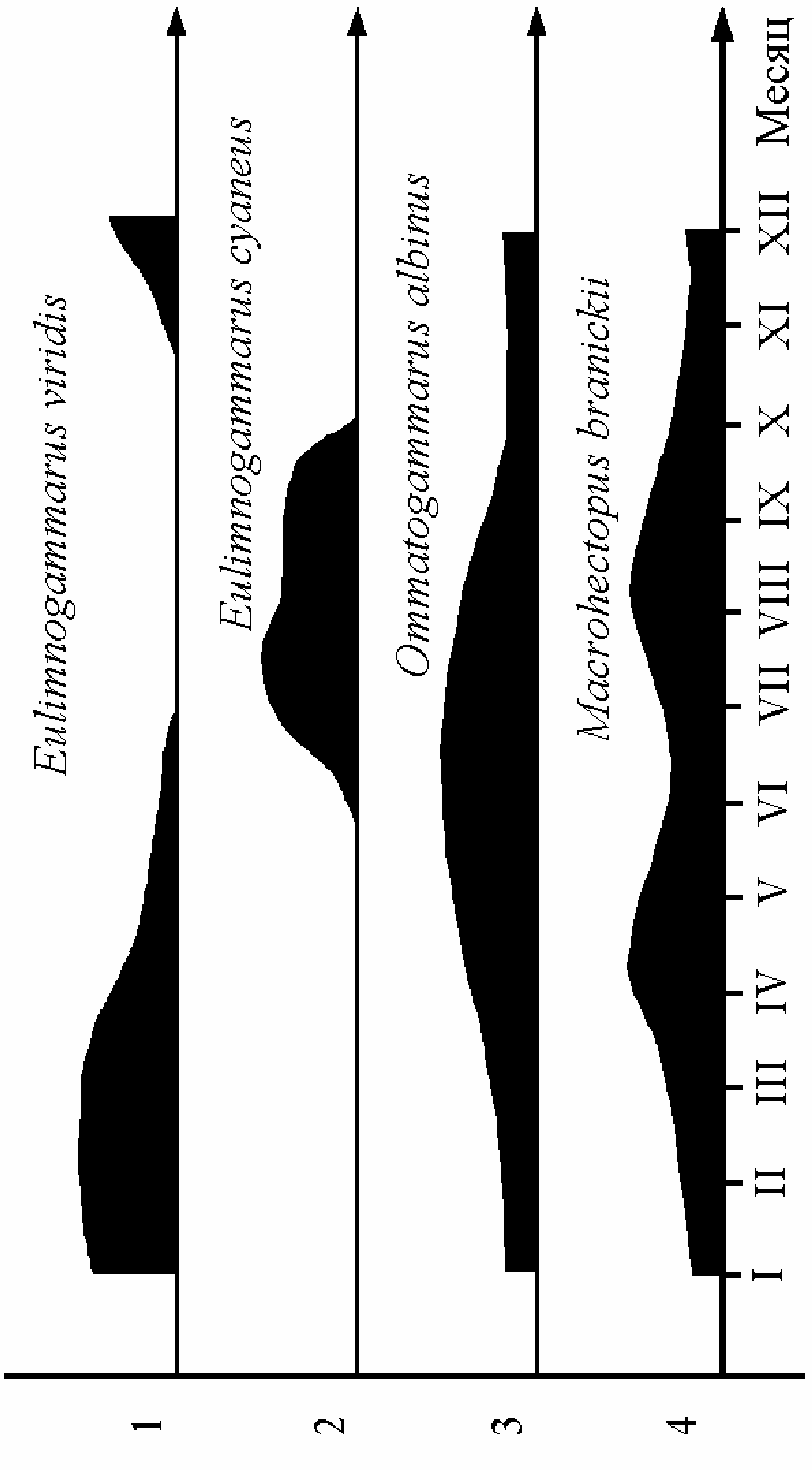


Рис. 97. Примеры дифференциации по сезону размножения: 1 – *Eulimnogammarus viridis*, мелководный обитатель; 2 – *E. cyaneus*, мелководный обитатель; 3 – *Ommatogammarus albinus*, глубоководный вид; 4 – *Macrohectopus branickii*, пелагический вид. Схема построена: 1-3 – по данным Базикаловой (1941), 4 – по Мельник и др. (1995)

Какие факторы вызывают сезонную дифференциацию, и каково ее возможное адаптивное значение? А.Я. Базикалова (1941) предполагала, что температурные условия периода размножения находятся в наследственной «памяти» вида; следовательно, виды с летним-осенним периодом размножения являются филогенетически более древними и возникли в более теплых климатических условиях третичного периода; виды с зимне-весенним периодом размножения более молодые, они произошли во время плейстоценового похолодания; наконец, виды с круглогодичным размножением (прежде всего глубоководные) являются филогенетически самыми юными и связаны с относительно недавним превращением Байкала в ультраглубоководное озеро.

Однако против этой точки зрения имеются серьезные возражения. Во-первых, представители родов *Hyalellopsis* и *Micruropus*, многие из которых размножаются летом, являются морфологически не примитивными, а наоборот, продвинутыми формами, что впоследствии признала и сама А.Я. Базикалова (1951а, 1962). Среди видов *Micruropus* какая-то часть, конечно, может оказаться третичными реликтами в фауне Байкала; например, *M. possolskii*, а также один из наиболее эврибионтных представителей байкальских амфипод – *Gmelinoides fasciatus*. Однако происхождение значительной части видов тех же микруропусов (прежде всего наиболее мелких по размерам) А.Я. Базикалова (1962) привязывает ко времени плейстоценового похолодания, и тем не менее многие из них размножаются летом (*Micruropus laeviusculus, M. macroconus, M. pusillus, M. ciliodorsalis* и др.).

Во-вторых, на прибрежном мелководье размножение многих видов зимнего комплекса начинается в сентябре-октябре при температурах воды более высоких (6°С и выше), чем те, при которых размножаются виды летнего комплекса в мае-июне (около 2-4°С).

В-третьих, логично было бы ожидать, что виды, размножающиеся зимой, в целом более холодолюбивы, чем таковые, размножающиеся летом. Однако недавно опубликованные предварительные результаты экспериментальных исследований термопреференции литоральных байкальских амфипод (Тимофеев и др., 1997) свидетельствуют, что виды с зимним размножением *Eulimnogammarus verrucosus* (предпочитаемые температуры 5-13°С) и *E. vittatus* (9-13°С) не могут быть признаны более холодолюбивыми, чем виды с летним размножением – *E. cyaneus* (5-13°С) и *Micruropus wohlii* (около 11°С)[1]. Среди исследованных видов с летним размножением лишь у *Gmelinoides fasciatus* предпочитаемый диапазон температур довольно высокий (10-19°С).

---

[1] В других кратких сообщениях этих же авторов (Тимофеев и др., 2000а,б; Timofeyev et al., 2000) для *E. verrucosus* указываются предпочитаемые температуры 9°С (±2), для *E. cyaneus* – 13°С (±2). Несмотря на некоторое различие этих температур, вид *E. verrucosus* все равно оказывается довольно теплолюбивым, предпочитая температуру, существенно превышающую таковую в период его размножения. Размножающийся также зимой *E. vittatus* предпочитал температуру 12°С (±1) – такую же, как и размножающийся летом палеарктический вид *Gammarus lacustris* (Тимофеев и др., 2000а).

Итак, факторы, определяющие те или иные сроки размножения амфипод, пока неизвестны. Вероятно, здесь имеет значение не только температура, но и продолжительность светового дня. Имеются данные, что для начала размножения у декапод и перакарид имеет значение сочетание того и другого факторов (Bouchon et al., 1991). На примере креветок показано, что в морских тропических водах, в мягких условиях обитания (отсутствие сезонных колебаний температуры и продолжительности светового дня) эти ракообразные переходят к круглогодичному размножению; в то же время у видов того же самого рода (*Sicyonia*) при обитании в более высоких широтах (севернее 18° с.ш.) сезонность размножения выражена (Bauer, 1989a, 1992; Bauer, Rivera Vega, 1992).

Именно стабильность по обоим факторам, температурному и световому, скорее всего, обусловливает круглогодичное или сильно растянутое во времени размножение у байкальских глубоководных амфипод. Вместе с тем, при подобной интерпретации нужно проявлять определенную осторожность. Так, известен случай, когда для атлантического глубоководного кумового рака *Leucon profundus* благодаря длительному периоду вынашивания молоди (14 месяцев) делались ошибочные заключения о наличии у него круглогодичного размножения, и лишь более детальные исследования выявили сезонный характер последнего (Bishop, Shalla, 1994). В Байкале репродуктивный цикл у глубоководных видов может также значительно удлиняться из-за постоянно низких температур воды, и необходимая для развития яиц сумма температур «набирается» за более длительный период в сравнении с мелководными видами, обитающими в условиях ежегодного сезонного прогревания водных масс.

Кроме того, у глубоководных видов (и глубоководных популяций эврибатных видов) может наблюдаться не удлинение периода размножения, а его смена. Так, в Ботническом заливе Балтийского моря, на глубинах свыше 100 м бокоплав *Pontoporeia affinis* (синоним: *Monoporeia affinis*) изменил зимнее размножение, свойственное мелководным популяциям, на летнее. По мнению обнаружившего это явление С.Г. Сегерстроля (Segerstråle, 1967), оно вызвано совместным воздействием двух факторов – температуры и освещенности, причем данный автор считал более значимой вторую.

Однако, по крайней мере в некоторых случаях, температурный фактор может быть более важным, чем световой. Его определяющую роль можно проследить на примере палеарктического бокоплава *Gammarus lacustris*. Он населяет многие озерные водоемы Сибири и Прибайкалье в частности. В норме прибайкальские популяции *G. lacustris* размножаются летом (Бекман, 1954). Однако в популяции этого рачка из Давшинского термального источника в марте месяце были представлены самые разные возрастные группы, начиная от молоди с длиной тела 2,8 мм, а также яйценосные самки, что говорит о круглогодичном размножении (Тахтеев и др., 2000а). Переход к нему свершился безусловно благодаря сглаживанию сезонного хода температур, наблюдающемуся в термальных водах.

Другой пример подобного рода – недавно открытый нами новый, реофильный вид рода *Gammarus* – *G. dabanus* из горных водотоков хребта Хамар-Дабан, окаймляющего южную часть Байкала (Тахтеев, Механикова, 2000). В популяциях этого рачка как в мае, так и в августе присутствовали особи разного размера и возраста; в майском сборе имеются самки на различных стадиях зрелости, в том числе и с яйцами. Это свидетельствует по меньшей мере о сильно растянутом периоде размножения, а возможно – и о круглогодичном. Здесь мы имеем дело с непромерзающим, но в течение всего года стабильно холодноводным водоемом (горным ручьем).

Значение дифференциации по сезону размножения для экосистемы Байкала понятно: расхождение в сроках предотвращает единовременный выход и последующий рост молоди у разных видов, что очень важно в условиях олиготрофного водоема. В пользу этого тезиса свидетельствует описанное для европейских солоноватоводных видов рода *Gammarus* расхождение их по срокам размножения таким образом, чтобы они не перекрывались, причем один из видов (*G. salinus*) в различных местообитаниях может менять зимнее размножение на летнее и наоборот (Fenchel, 1987). Это уменьшает межвидовую конкуренцию и является одним из путей видообразования.

5.3. Ярусная дифференциация

В английском варианте эта тенденция звучит как “Segregation in terms of substrate layer” (Takhteev, 2000). В данном случае родственные формы (наиболее показательно – если это виды одного рода) расселяются не по отличающимся глубинам или грунтам, а по разным «этажам» – придонному слою воды, поверхности грунта и различным горизонтам верхнего слоя донных отложений. В результате эти виды относятся к различным экоморфам. И действительно, классификация жизненных форм (Тахтеев, 2000б; см. гл. 4.2.) нередко учитывает, в каком ярусе обитают животные.

Данное явление во всей полноте складывающегося ряда (рис. 98) демонстрируют члены рода *Plesiogammarus* (Тахтеев, 1994б; Takhteev, 1997). Эволюция этого рода, по-видимому, шла в основном именно путем ярусной дифференциации; по зонам глубин и грунтам его виды дифференцированы слабо, большей частью они характеризуются широкой эврибатностью; все они населяют илы и в меньшей мере пески. Наиболее существенные различия проявляются в локализации относительно донного осадка, то есть в распределении по вертикальным ярусам.

Начальные члены ряда, *P. zienkowiczii* и *P. longicornis*, ведут нектобентический образ жизни (см. рис. 98). Первый из них относится к числу глубоководных гигантов. Его характерные черты – развитое вооружение тела; длинные конечности, служащие для удержания на поверхности ила в состоянии покоя; длинные антенны, предназначенные для дистантного осязания. Активно плавая, *P. zienkowiczii* поднимается достаточно высоко в придонном слое воды и практически всегда улавливается ихтиотралами,

нередко в массовом количестве.

Виду *P. longicornis* также свойственны особенности нектобентических форм (изящное тело, довольно длинные конечности, перистые щетинки на уроподах 3 и др.), но они выражены слабее, чем у предыдущего вида. *P. longicornis* время от времени попадает в дночерпатель. Его «владения» – небольшой слой придонной воды. Примечательно, что у него имеются хорошо развитые, пигментированные глаза. Это говорит о том, что *P. longicornis* не зарывается в грунт или зарывается редко.

Следующий член ряда – *P. gerstaeckeri* – обладает хотя и крупными, но уже депигментированными глазами. Перистые щетинки на уроподах 3 у него заменяются простыми. Следовательно, в жизни этого вида плавание приобретает меньшую роль, а зарывание – большую.

У *P. martinsoni* глаза не только обесцвечиваются, но и заметно уменьшаются в размерах. Этот вид, регулярно улавливаемый дночерпателями, еще

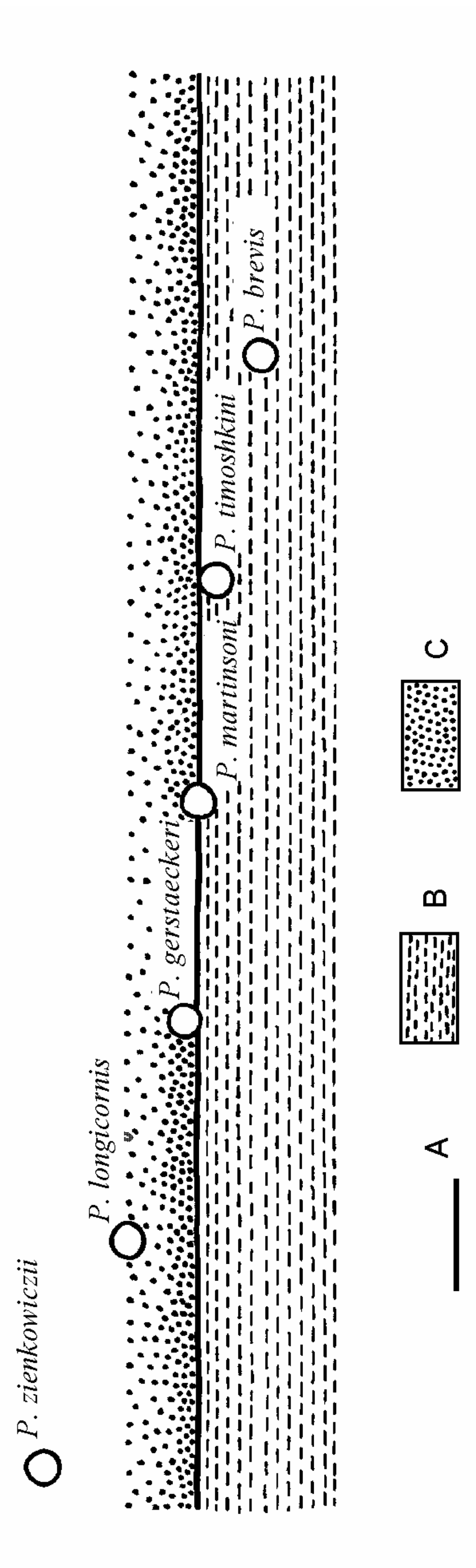


Рис. 98. Схема ярусного распределения видов рода *Plesiogammarus* относительно илистых донных отложений (по: Takhteev, 1997). А – поверхность грунта; В – верхний слой ила; С – пелогенный слой.

более склонен к зарыванию, чем *P. gerstaeckeri*.

Наконец, *P. timoshkini* и *P. brevis* (с двумя подвидами) являются уже постоянными обитателями верхнего слоя донных отложений, не всплывающими в придонный слой и, в том числе, по-видимому, не совершающими суточных вертикальных миграций. У этих форм глаза редуцированы до маленьких белых точек; уроподы 3, необходимые при плавании в качестве опоры и руля, сильно укорочены; тело и конечности приобретают густой щетинковый покров, свойственный роющимся в грунте рачкам.

Итак, на протяжении ряда слева направо прослеживается уменьшение длины антенн 1, замена на уроподах 3 перистых щетинок на простые, а затем укорочение самих уроподов 3, постепенная редукция глаз от крупных и темных у *P. longicornis* до белых и точечных у *P. brevis*[2]. Как было показано Я.А. Бирштейном (1985) на примере океанических изопод, редукция глаз связана прежде всего с обитанием в толще грунта, а не с увеличением глубины («симптом крота»). Многие байкальские амфиподы также подтверждают правильность такой трактовки. То же самое прослежено на морских бокоплавах; например, лисианассоидная амфипода *Menigratopsis svennilsoni* Dahl относится к числу роющихся в грунте мелководных видов, и она характеризуется безглазостью (Vader, 1986). Кроме того, параллель просматривается и в том, что взрослые самцы этого вида мало приспособлены для плавания.

Могут быть приведены и другие примеры ярусной дифференциации видов, правда, не столь яркие, как в роде *Plesiogammarus*. Так, при исследовании структуры сообществ макрозообентоса каменистого пляжа Байкала установлено, что в ней наблюдается вертикальная неоднородность; в середине лета в верхнем слое грунта формируется сообщество с доминированием *Eulimnogammarus vittatus*, а в нижерасположенном – с доминированием *E. cyaneus* (Вейнберг, 1995; Вейнберг, Камалтынов, 1998б). Такое распределение обусловлено вертикальной неоднородностью грунта; размеры особей второго вида меньше, чем у первого, и они способны обитать в более тесных пространствах между более мелкими камнями.

Гораздо чаще ярусная дифференциация у амфипод выражена на уровне родов, а не видов. Всегда на мягких грунтах (илы, пески), а также на камнях, подстилаемых песком, можно обнаружить вертикальное распределение амфипод, включающее некто-, эпи- и эндобентические формы. Примеры известны и в других группах животных. Например, распределение олигохет в верхнем слое байкальских донных отложений также обнаруживает ярусность (Martin et al., 1993); по-видимому, определяющим фактором в данном случае является изменение концентрации кислорода в различных слоях осадка, вплоть до его полного отсутствия.

А.Я. Базикалова (1962) на примере рода *Micruropus* считала способ-

---

[2] У *P. zienkowiczii* глаза также заметно редуцированные, но это явление уже другой природы; уменьшение размеров и депигментация глаз наблюдается у различных представителей глубоководно-нектобентических амфипод.

ность ряда видов амфипод к зарыванию в грунт адаптивной особенностью, которая возникла как способ избегания хищников. Однако в той же работе отмечается, что такой способ защиты от выедания не является радикальным, и некоторые виды байкальских подкаменщиков приспособлены к питанию именно зарывающимися бокоплавами.

Ярусная дифференциация свойственна и морской фауне. Например, показано, что два близких вида амфипод, *Pontoporeia femorata* Kröyer и *P. affinis* Lindström, в случае их совместного (симпатрического) обитания отыскивают пищу в различных горизонтах донных отложений, причем первый из названных видов способен зарываться в них глубже второго (Lopez, Elmgren, 1989).

В качестве разновидностей ярусной дифференциации можно рассматривать *переход донных амфипод к нектобентическому образу жизни* и, как конечный этап этого процесса, – *к планктонному*, а также совершаемые многими видами *суточные вертикальные миграции*.

Нектобентические амфиподы в Байкале весьма разнообразны. Их распределению в пределах озера была посвящена наша специальная работа (Тахтеев, Механикова, 1996). Они составляют отдельный класс жизненных форм (Тахтеев, 2000б; см. гл. 4.2.). Таких жизненных форм три: собственно нектобентические виды (постоянные обитатели придонного слоя воды), эпибентические прямоплавы и эпибентические плоскотелые виды. При этом наиболее адаптированной к постоянному плаванию представляется первая из названных жизненных форм, по внешнему облику приближающаяся к настоящим пелагобионтам (стройное, удлиненное тело). И она же, по всей видимости, послужила «стартовой площадкой» для освоения амфиподами пелагической среды обитания.

Вопрос о том, как в Байкале свершился переход амфипод к постоянно пелагическому обитанию, и почему пелагиаль колонизовал один-единственный вид, остается загадкой. На заре компьютеризации в нашей стране делались попытки смоделировать этот процесс на ЭВМ (Меншуткин, Ащепкова, 1988). Для океанических амфипод установлено несколько независимых путей колонизации пелагиали: «путь стервятников», «путь паразитов», «путь обитателей ила», «путь обитателей зарослей» (Виноградов, 1992, 1995). Первый, связанный с переходом к активному плаванию с целью выискивания падали, в Байкале находится в начальной стадии реализации; изредка бентопелагические стервятники *Ommatogammarus* и *Polyacanthisca* попадаются в планктонную сеть. Второй и четвертый пути пока не реализованы. Для байкальского планктера *Macrohectopus branickii*, как и для ряда морских из нескольких различных семейств, Г.М. Виноградов (1992, 1995) обосновывает третий путь: малоподвижные комаровидные пелагобионты произошли от глубоководных обитателей рыхлого ила (собственно нектобентических форм, по моей классификации; см. гл. 4.2.), длинные и тонкие конечности которых первоначально предназначались для удержания на поверхности грунта, но оказались удачным «приобретением», позволившим им расстаться с дном.

Эта гипотеза видится мне резонной. Байкальский *Macrohectopus* (хотя, конечно, вряд ли его можно назвать малоподвижным) действительно мог получить преадаптации к пелагическому обитанию в условиях достаточно больших глубин. С одной стороны, такие глубины должны были сформироваться в Байкале к моменту появления данного вида; с другой, на этих глубинах уже должна была возникнуть нектобентическая фауна. Поэтому макрогектопус можно считать эволюционно молодым видом.

Как уже сказано в главе 1, происхождение *Macrohectopus* от рода *Gammarus* или близких к нему форм, предполагаемое некоторыми авторами, мне представляется вряд ли возможным. В Байкале к *Gammarus* наиболее близки роды *Ommatogammarus* (см. гл. 2) и *Odontogammarus* (Тахтеев, 1999б). И у первого, и у второго (в меньшей мере) получила развитие тенденция к некрофагии. Весь облик стервятников и их ротовой аппарат крайне далеки от таковых *Macrohectopus* (ср.: гл. 2.3.; Тимошкин и др., 1995б; Тахтеев, 1999б).

На мой взгляд, в отношении Байкала наиболее вероятный путь перехода к пелагическому обитанию – это увеличение диапазона суточных вертикальных миграций у нектобентического предка *Macrohectopus*, близкого к родам *Pallasea* и *Poekilogammarus* (Tachteew, 1995; см. также гл. 1), что привело к увеличению доли планктонных организмов в его питании и в конечном итоге – к полному его отрыву от дна.

Придонный слой воды в Байкале пока специально не исследовался, и о характере соприкосновения пелагического (*Macrohectopus branickii*) и нектобентического комплексов амфипод мы еще почти ничего не знаем. О.М. Кожова, погружавшаяся на подводном обитаемом аппарате «Пайсис», констатировала, что использование такого рода аппаратов необходимо для количественного учета нектобентической фауны (см.: Подражанский, 1982, с. 92). Ею и другими наблюдателями в ходе работ на «Пайсисах» отмечено, что на глубинах свыше 400 м слой 0,8-1,0 м от дна заселен уже придонными гаммаридами, с плотностью мелких форм до 15-20 экз./л (Кожова и др., 1979). Аналогичная картина выявлена в ходе океанологических исследований с использованием буксируемого подводного аппарата «Звук»: в Индийском океане, в придонном слое толщиной 2-5 м снижается численность пелагических амфипод-гипериид и возрастает количество бентопелагических амфипод-гаммарид (Виноградов, 1990а).

5.4. Субстратная дифференциация

Эта тенденция привела к возникновению стенотопных экологических форм амфипод: псаммофилов, пелофилов, литофилов, фитофилов. Их подразделение подробно описано в разделе 4.2.

Своеобразную группу обитателей губок семейства Lubomirskiidae – спонгиофилов, составленную из нескольких жизненных форм, представляют виды *Brandtia parasitica* (эпибионт), *Eulimnogammarus violaceus* (дуплогрызущий симбионт) и *Poekilogammarus erinaceus* (нектобентонт). Они

отнесены к консорции байкальских губок (Kamaltynov et al., 1993).

Вид *B. parasitica* вне губок практически вообще не встречается. В экспериментах по изучению термопреферендума амфипод *B. parasitica* вел себя иначе, чем все прочие исследованные виды: «При помещении рачков в установки вместе с фрагментами губки *Lubomirskia baicalensis*, они доплывали до ближайшего фрагмента губки и затем не реагировали ни на свет, ни на вибрацию, ни на изменения температуры вплоть до 25°С» (Тимофеев и др., 1997).

У нектобентических форм субстратная дифференциация выражена слабо или вообще отсутствует. Для примера, в роде *Poekilogammarus* большинство видов – нектобентические, и лишь некоторые из них, более тесно связанные с субстратом, специализированы по его типу: *P. crassimanus* – камни, часто с губками, *P. erinaceus* – только губки, *P. longipes* – черный песчанистый ил с детритом (Tachteew, 1995).

5.5. Трофическая дифференциация

О питании байкальских амфипод до недавнего времени было очень немного сведений. А.Я. Базикалова (1954б) изучала пищевой спектр глубоководного, самого крупного вида *Acanthogammarus grewingkii*. Питание ряда литоральных видов охарактеризовано в диссертационной работе Г.Б. Гаврилова (1950; цит. по Базикаловой, 1962), однако эти данные остались неопубликоваными в открытой печати, за исключением кратких сведений о составе пищи 9 видов и подвидов рода *Micruropus* (Базикалова, 1962, с. 84). При этом констатировано чисто растительное питание *M. vortex* и смешанное – у остальных исследованных микруропусов. Описан состав пищи пелагического бокоплава *Macrohectopus branickii* (Вилисова, 1962; Николаева, 1964, и др.). Опубликованы краткие результаты исследований питания вида *Gmelinoides fasciatus* (Ербаева и др., 1998); правда, материал взят не из Байкала, а из Братского водохранилища. Недавно увидели свет материалы по изучению пищевого комка 10 видов родового комплекса *Eulimnogammarus* (Morino et al., 2000); в отдельном кратком сообщении – материалы по трем из них (Сато, Морино, 2000). В настоящее время содержимое кишечников амфипод различных экоморф изучается И.В. Механиковой. По ее устным сообщениям, а также с учетом вышеперечисленных работ можно утверждать, что пищевые предпочтения у большинства донных видов выражены слабо, состав пищи смешанный, в него входят и водоросли, и остатки животных, и комочки детрита; часто присутствуют отдельные спикулы губок, явно поглощенные не из живых колоний, а из донных отложений.

Однако как минимум две группы амфипод все же имеют конкретную пищевую специализацию. Это паразиты-яйцееды *Pachyschesis* (см. гл. 3) и бентопелагические стервятники (см. гл. 4.2.). Обе обитают в основном на больших глубинах, где в условиях оскудения пищевых ресурсов названные способы питания становятся одними из наиболее выгодных. Возможность

оофагии связана с переходом хозяев – глубоководных нектобентических амфипод – к круглогодичному или сильно растянутому во времени размножению, иначе специализированных паразитов ждала бы неминуемая голодная смерть. Питание падалью на больших глубинах выгодно благодаря «дождю трупов» сверху в сочетании с серьезным уменьшением количества или даже полным исчезновением (фитобентос) других источников пищи. Могут быть и иные, физиологические объяснения: например, Р.С. Кауфман (Kaufmann, 1991) в эксперименте на двух видах лисианассид установил, что у глубоководного вида *Orchomene abyssorum* скорость метаболизма значительно ниже, чем у мелководного *O. limodes*; это позволяет глубоководным рачкам при том же количестве потребляемой пищи дольше сохранять активность и жизнеспособность, что имеет огромное значение при обитании на больших глубинах, обедненных пищей.

Таким образом, можно достаточно уверенно утверждать, что трофическая дифференциация наблюдается только у малой части фауны байкальских амфипод. В то же время Р.М. Камалтынов (Kamaltynov, 1999a) опубликовал классификацию «экологических форм» амфипод, основанную именно на трофическом критерии. Рассмотрим ее подробнее. Автор выделяет (с. 929):

1) Зелёно окрашенные фитофаги – *Eulimnogammarus verrucosus, Gmelinoides fasciatus, Pallasea cancelloides, P. cancellus*. Зеленую окраску рачков можно рассматривать как покровительственную, но она в большинстве случаев обусловлена пигментацией гиподермы и никак не связана с типом их питания.

2) Виды, питающиеся на водорослях (Чем эта группа отличается от предыдущей? Только иной окраской? – *В.Т.*), глубоководные собиратели водорослевых остатков с поверхности субстрата (“species feeding on algae …, deep-water gatherers of algal debris from the substrate surface”). В качестве примера приводится *Acanthogammarus (Brachyuropus) grewingkii*[3], в скобках указано, что пищевое поведение идентифицировано автором. Это при том, что имеется хорошо известная работа А.Я. Базикаловой (1954б), специально посвященная биологии *Acanthogammarus grewingkii*, в том числе его питанию! По данным А.Я. Базикаловой, этот вид является полифагом и не отличается особой разборчивостью в пище. Отмечено для него и факультативное хищничество. Р.М. Камалтынов вообще не ссылается на эту работу. Широко известны также многочисленные факты, что *Acanthogammarus grewingkii*, наряду с другими акантогаммарусами, нападает на рыбу, попавшую в сети. Иногда он даже выедает все мягкие ткани у рыбы, оставляя от нее только кожу и скелет. В этом отношении *A. grewingkii* можно считать экологическим аналогом морского таракана *Saduria entomon* (Isopoda), также нападающего на попавшую в сети рыбу (Касымов, 1988). Поэтому относить *A. grewingkii* к специализированной жизненной форме

[3] Названия таксонов привожу в соответствии со списком в этой книге (см. приложение).

пожирателей отмерших водорослей нет совершенно никаких оснований.

3) Сестонофаги, сидящие в грунте в U-образных трубках и фильтрующие через них воду: *Micruropus wohlii, M. klukii, M. talitroides* и др. Совершенно непонятно, откуда у автора такие сведения об их образе жизни.

4) Детритофаги: виды рода *Macropereiopus*.

5) Хищники: *Pallasea grubii* и др. (опять же – почему именно этот вид?); *Macrohectopus branickii*. Здесь искусственно в одну экологическую форму объединены бентосный и пелагический виды. Кроме того, из цитированных выше работ И.К. Вилисовой и Е.П. Николаевой, а также из обзора Н.Г. Мельник и др. (1995) следует, что *M. branickii* занимает два трофических уровня, поскольку питается и фитопланктоном, и животной пищей.

6) Паразиты губок: *Brandtia parasitica*. Ранее мною (Тахтеев, 2000б) этот вид также признавался паразитическим, однако на деле он скорее комменсал губок (см. гл. 4.2.). В то же время обитающие на крупных амфиподах представители рода *Pachyschesis*, относимые Р.М. Камалтыновым к этой же (?!) экологической группе, как раз являются паразитами, что было показано в специальной публикации (Тахтеев, Механикова, 1993). Р.М. Камалтынов на нее не ссылается и непонятно почему называет виды *Pachyschesis* комменсалами.

7) Стервятники, к которым, помимо видов рода *Ommatogammarus*, Р.М. Камалтынов относит обитающий в прибойной полосе Байкала *Eulimnogammarus cyaneus*. Это вызывает удивление, потому что *E. cyaneus* – легко доступный и хорошо изученный вид, по которому у самого Р.М. Камалтынова в соавторстве имеется целая серия публикаций. Приводимые в одной из них (Morino et al., 2000) данные показывают питание *E. cyaneus* диатомовыми и нитчатыми водорослями, детритом; в пищевом комке обнаружены также личинки хирономид. Сходные результаты получены Х. Сато и Х. Морино (2000).

На мой взгляд, рассмотренная классификация Р.М. Камалтынова не может считаться обоснованной и лишь сбивает с толку читателя. Какие-либо исходные данные и объем обработанного материала автор не приводит. Прежде следовало бы провести специальные исследования спектра питания видов с различным образом жизни и получить результаты на достаточных выборках рачков.

5.6. Переход к марсупиальному паразитизму

Подробно об образе жизни и морфологических изменениях рачков рода *Pachyschesis* речь идет в главе 3. Поэтому здесь лишь еще раз отметим, что облигатный и видоспецифичный паразитизм амфипод на амфиподах является одной из оригинальных черт экосистемы Байкала (хотя, как было показано в главе 3, можно провести ряд экологических аналогий с морскими экосистемами), и переход к паразитизму на крупных нектобентических бокоплавах можно рассматривать как своеобразную разновид-

ность дифференциации по субстрату, сопряженную с трофической дифференциацией.

5.7. Возникновение гигантских форм

Явление гигантизма давно известно во многих группах байкальской фауны и флоры (Кожов, 1962; и др.). Среди байкальских амфипод гигантизм выражен у многих видов родов *Acanthogammarus, Garjajewia, Abyssogammarus, Parapallasea, Ceratogammarus*, у вида *Plesiogammarus zienkowiczii* и ряда других. Самым крупным представителем является *Acanthogammarus grewingkii*, длина тела которого достигает 6 см у самок и 9 см у самцов (Базикалова, 1954).

Для объяснения явления «байкальского» гигантизма выдвигались различные гипотезы. Некоторые из них сейчас представляют лишь исторический интерес. Так, Г.Ю. Верещагин (1940) в качестве возможного объяснения как гигантизма байкальской фауны, так и ее резких различий (несмешиваемости) с фауной других озер Восточной Сибири предполагал поступление из подводных источников в глубины Байкала воды, молекулы которой содержат тяжелые изотопы водорода и кислорода («тяжелая вода»), а также «некоторых растворенных веществ» (каких именно, автор не указал). Последующими гидрохимическими и гидрофизическими исследованиями это предположение не подтвердилось. Влияние газового режима байкальских вод на возникновение гигантских форм организмов Г.Ю. Верещагин (1940) отрицал, так как считал этот режим идентичным в Байкале и многих окружающих водоемах.

А.Я. Базикалова (1948а) высказала точку зрения, что возникновение в ходе внутриозерной эволюции гигантских (так же как и карликовых) форм амфипод является их адаптацией к прессу хищников, прежде всего коттоидных рыб (Cottoidei): крупные виды слабо поедаются рыбами, а мелкие могут легко укрываться от них в различных убежищах, например, между камнями в литоральной зоне.

Такое объяснение вряд ли может нас удовлетворить. В.Г. Сиделева и И.В. Механикова (1990) исследовали пищевую специализацию коттоидных рыб. У 175 экземпляров абиссальных донных Cottoidei, относящихся к шести видам, в составе пищевого комка были определены 18 видов амфипод. Изучение списка, приведенного указанными авторами, показало, что все эти виды, за исключением трех, имеют длину тела у половозрелых экземпляров свыше 20 мм, а 12 видов – 30 мм и более. Следовательно, можно заключить, что амфиподы с размерами заметно больше средних потребляются (по крайней мере шестью исследованными видами рыб) более активно, чем мелкие рачки. Из просмотренных мною подводных видеосъемок можно полагать, что коттоидные рыбы заглатывают движущихся рачков неизбирательно, а вовсе не гоняются за мелкими особями. Конечно, размеры самых гигантских видов амфипод могут их в определенной мере выводить из-под пресса хищников, однако это скорее «побочный положи-

тельный эффект» какого-то другого процесса, приведшего к гигантизму; постепенное увеличение размеров тела под действием естественного отбора (выедания рыбами) приходится исключить.

Г. Шапелль и Л.С. Пек (Chapelle, Peck, 1999, 2000) сравнивали средние размеры тела 1853 видов амфипод из Байкала и морей на различных широтах – от полярных до тропических. Ими была достоверно установлена положительная корреляция между присутствием крупных видов амфипод в водоеме и степенью насыщения вод кислородом. Авторы заключают, что в богатых кислородом водах Байкала и полярных морей гемолимфа крупных видов способна обеспечивать нормальный газообмен во всех частях тела, в то время как в водах, бедных кислородом (тропические моря), он возможен только у мелких видов. В последнем случае естественный отбор оказывает давление на крупные формы и не затрагивает мелкие.

Предложенная версия мне представляется очень интересной и заслуживающей внимания; она сразу же вызвала дискуссию (Spicer, Gaston, 1999; Peck, Chapelle, 1999). Однако вряд ли высокое содержание кислорода – единственная причина гигантизма амфипод. Этот вопрос нуждается в дальнейшей разработке.

5.8. Возникновение карликовых форм (гипоморфоз)

Карликовые формы, также как и гигантские, возникают независимо в различных филогенетических линиях байкальских амфипод. Карликовыми видами являются *Micruropus pusillus* (длина тела 1,5-2 мм), некоторые другие *Micruropus*, представители рода *Homocerisca* и т.д.

Для явления измельчания в ходе эволюции байкальских бокоплавов А.Я. Базикалова (1951а) первоначально использовала термин «неотения». Впоследствии он был заменен на другой – «фетализация». Последний термин, до сих пор употребляющийся в байкаловедении, был впервые введен Д.Н. Талиевым (1951) при описании остеологических особенностей коттоидных рыб.

Однако употребление обоих этих терминов некорректно по отношению к амфиподам: неотения подразумевает переход к размножению на стадии личинки, которая у амфипод отсутствует, а фетализация – сохранение у взрослого организма эмбриональных признаков (Иорданский, 1994). Признаки же, на основании которых А.Я. Базикалова писала о фетализации у амфипод, являются хоть и ювенильными, но не эмбриональными, поскольку присутствуют у молоди этих животных.

С учетом сказанного я предложил по отношению к бокоплавам вместо термина «фетализация» употреблять термин «гипоморфоз» (Тахтеев, 1994б; Takhteev, 1997), используемый в настоящее время океанологами (Зезина, 1989; и др.). Под гипоморфозом в широком смысле понимают сохранение любых ювенильных признаков у организма.

Широкое распространение «неотении» (т.е. гипоморфоза) у байкальских бокоплавов поначалу связывалось А.Я. Базикаловой (1951а) с быв-

шими в истории озера периодами с неблагоприятными условиями, которые повторялись по крайней мере дважды. «Весьма вероятно, что они (изменения условий – *В.Т.*) были вызваны ледниковым периодом, в течение которого Байкал неоднократно подвергался оледенению».

В последующей своей работе А.Я. Базикалова (1962) более осторожно подходит к вопросу о значении «фетализации», отмечая, что оно было велико лишь в эволюции отдельных родов. Для рода *Micruropus* она полагает две прошедших «волны» измельчания видов. Первая из них связывается с необходимостью освоения новых экологических ниш и лишь вторая – с «общим ухудшением условий существования и оскудением пищевых ресурсов» в ледниковое время.

Вопрос о сильном или даже катастрофическом влиянии плиоцен-плейстоценовых похолоданий на биоту Байкала регулярно обсуждается в литературе. В качестве факторов катастрофического воздействия предполагаются, в частности, резкое уменьшение первичной продукции озера (Карабанов и др., 2000) и увеличение мутности его вод (Ситникова, 2000).

Оставляя палеолимнологам окончательное решение вопроса о том, были ли подобные катастрофы в истории органического мира Байкала, отметим, что фактор оскудения пищевых ресурсов в некоторых случаях даже в современном Байкале приводит к возникновению гипоморфных видов животных. В роде *Plesiogammarus* мною описаны две формы, имеющие ювенильные признаки и охарактеризованные как гипоморфные – *P. martinsoni impransus* и *P. timoshkini* (Takhteev, 1997). Они достаточно близки к своим ближайшим родственникам – *P. martinsoni martinsoni* и *P. brevis*, и в первую очередь наличие половых признаков взрослых форм позволило отличить их от молоди последних. Примечательно еще и то, что обе эти формы населяют глубоководную зону Северного Байкала, которая является самым олиготрофным районом озера. Ее донные отложения содержат значительно меньшее количество общего и легкогидролизуемого органического вещества по сравнению даже с более глубокими центральными частями Среднего и Южного Байкала (Выхристюк, 1975) и, следовательно, имеют наиболее низкую пищевую ценность. Годовой речной сток аллохтонного органического вещества в Северный Байкал составляет всего 21,1% от общего стока в озеро (Богданов, 1975). По данным Г.И. Поповской (1983), в Северном Байкале по сравнению с Южным больше малопродуктивных по фитопланктону лет, а средняя многолетняя биомасса весеннего фитопланктона в 2,3 раза меньше таковой в южной части озера. По данным дночерпательных сборов, средние биомассы зообентоса на сопоставимых глубинах в Северном Байкале заметно ниже, чем в Южном (Бекман, Деньгина, 1969).

При этих обстоятельствах представляется совершенно естественным, что две упомянутые гипоморфные формы *Plesiogammarus* произошли именно в глубоководной зоне Северного Байкала и именно там и обитают. Недавно нами (Тахтеев и др., 2000б) *P. timoshkini* найден на сравнительно небольшой глубине (102 м) на западном подводном склоне северной кот-

ловины озера. И здесь его встречаемость вполне объяснима с вышеприведенной точки зрения: этот склон сложен рыхлыми каменистыми отложениями, снесенными в Байкал с крутого и высокого Байкальского хребта, и при отсутствии крупных притоков они также имею низкую трофическую ценность, что подтверждается выявленными нами очень низкими биомассами зообентоса на склоне в сравнении даже с другими районами Северного Байкала (Тахтеев и др., 2000б).

Примечательно, что происхождение глубоководных карликовых видов байкальских моллюсков – *Benedictia nana* Beckman et Starobogatov и *B. pumila* Lindholm – Я.И. Старобогатов и Т.Я. Ситникова (1992) также объясняют дефицитом пищевых ресурсов.

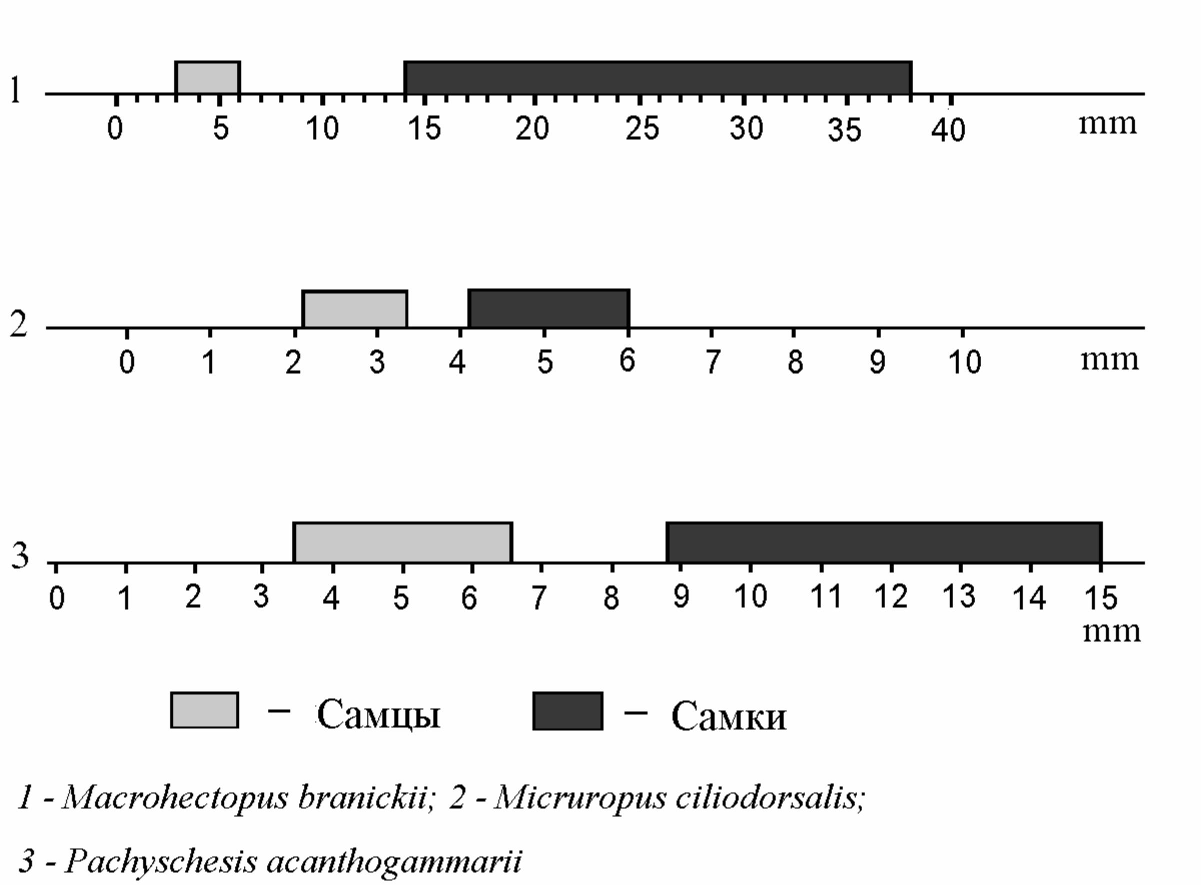


Рис. 99. Длина тела половозрелых экземпляров некоторых байкальских амфипод, у которых известны карликовые самцы: пелагический *(1)*, зарывающийся псаммофильный *(2)* и паразитический *(3)* виды. По: Takhteev, 2000, на основе данных М.Ю.Бекман (1958), Тимошкина и др. (1995б), Тахтеева и Механиковой (1993).

Как частный случай гипоморфоза можно рассматривать наличие *карликовых самцов* у видов с совершенно различным образом жизни, например, у пелагического *Macrohectopus branickii*, некоторых зарывающихся видов рода *Micruropus* и представителей паразитического рода *Pachyschesis* (рис. 99). М.Ю. Бекман (1958) полагала, что посредством возникновения карликовых самцов достигается экономия ресурсов биотопа и высокий выход потомства. Иными словами, наибольшую часть ограниченных

ресурсов природа «направляет» на развитие самок и их генеративную продукцию. Изучение марсупиальных паразитов *Pachyschesis* дало нам возможность присоединиться к этому мнению (Тахтеев, Механикова, 1993); можно лишь добавить, что при обитании в марсупиуме хозяина ограничивающим фактором выступает не только пищевой ресурс (яйца хозяина), но и само пространство.

Однако подобная выгода на популяционном уровне может являться лишь следствием другого процесса, непосредственно приводящего к измельчанию рачков, в том числе и одного из полов. Речь идет о паразитарных инвазиях. Известны далеко не единичные факты паразитирования микроспоридий у небайкальских амфипод. Они могут поражать как мышцы рачков (Курандина и др., 1988), так и их генеративные ткани; в последнем случае инвазия вызывает либо появление интерсексуальных особей (Ginsburger-Vogel, 1991, 1992), либо продуцирование одних лишь самок (Bulnheim, 1991).

У самцов паразитарные инвазии могут нарушать гормональную регуляцию процесса роста. Как установлено на примере сверчков *Gryllus bimaculatus*, присутствие микроспроридии *Nosema grylli* вызывает у них во всех тканях блокирование активности эстераз – ферментов, участвующих в инактивации ювенильного гормона. В результате одной из черт патогенеза при микроспоридиозе является «ювенилизация» зараженных особей: нарушения метаморфоза, удлинение межлиночных периодов и др. (Соколова, Сундуков, 1998).

Специальные исследования с целью выявления микроспоридий или других микроорганизмов, вызывающих болезни у байкальских амфипод, пока не проводились. Однако при кариологических работах у самцов пелагического вида *Macrohectopus branickii* случайно было обнаружено поражение ткани семенников спермоспецифическими протистами (Salemaa, Timoshkin, 1993). Таксономическое положение паразита еще не определено. Однако следствием этой инвазии также могут быть нарушение регуляции роста и ювенилизация. Не в этом ли может заключаться механизм возникновения карликовых самцов у макрогектопуса?

5.9. Освоение соровых условий обитания

Давно известно, что температурные и химические условия в мелководных заливах Байкала (так называемая прибрежно-соровая зона) значительно отличаются от таковых в открытом Байкале. Наиболее сильно защищенные от влияния открытого Байкала заливы имеют местное название «соры» и населены преимущественно европейско-сибирской фауной (Кожов, 1972, и многие другие). В наиболее укромных участках таких заливов иногда встречается широко распространенный в Палеарктике, но отсутствующий в открытом Байкале бокоплав *Gammarus lacustris*. В сорах обитают лишь единичные байкальские виды. Среди амфипод это наиболее эврибионтные виды, часто характеризующиеся к тому же высокой внутривидо-

вой изменчивостью (например, *Gmelinoides fasciatus*). Установлено, что виды животных с высокой изменчивостью и богатым внутривидовым разнообразием являются эволюционно наиболее стабильными (Северцов, 1990). К освоению мест обитания вне Байкала (а именно – в реках Ангара и Енисей и также в некоторых озерах на севере Сибири) оказались способны именно такие полиморфные байкальские виды. В частности, более 10 видов байкальских амфипод зарегистрированы в Енисее (Базикалова, 1945), включая *Eulimnogammarus cyaneus*, *E. viridis, G. fasciatus* и *Micruropus wohlii*. Вид *E. viridis* был обнаружен также в озерах Таймыр, Хантайское и в Норильской группе озер (Грезе, 1957; Вершинин, 1960; Вершинин и др., 1967). Это – исключения, которые не меняют общего правила, получившего название "несмешиваемость байкальской и общесибирской фаун".

Однако в тех районах Байкала, где условия обитания являются промежуточными между соровыми и типичными байкальскими, встречается значительно большее число байкальских видов. Тем не менее, они здесь представлены не типичными формами, а отклоняющимися. Часть из них уже описана как подвиды, другие пока только констатированы, но находятся еще в стадии изучения. Один из наиболее известных примеров – мелководный вид *Eulimnogammarus verrucosus*. Его номинативная форма (*E. verrucosus verrucosus*) населяет каменистую литораль открытого побережья Байкала; в Чивыркуйском заливе вместо нее представлен подвид *E. verrucosus olicacanthus* (Базикалова, 1945). Другой пример – обитающий в том же Чивыркуйском заливе и южной (более теплой и мелководной) половине Малого моря *Poekilogammarus megonychus megonychus*. В открытом Байкале его заменяет недавно описанный мною подвид *P. megonychus perpolitus* (Тахтеев, 2000а).

Тенденция адаптации к обитанию в сорах очень хорошо прослеживается в средней части Чивыркуйского залива, где имеются мелководные, летом хорошо прогреваемые бухты (Змеиная, Онгоконская и др.). В бухте Змеиной глубина не превышает 4 м, имеется горячий источник, температура воды в августе составляет около 20°С. Некоторые группы фауны в бухте представлены в основном обычными палеарктическими видами (например, Mollusca, Hirudinea). Амфиподы относятся к байкальским видам, но представлены в значительной мере как уже известными (*E. verrucosus oligacanthus, P. megonychus megonychus*), так и новыми и предположительно новыми подвидами – *E. lividus* subsp. n., *E. viridis* subsp. n.(?), *Brandtia latissima* subsp. n.(?), *Hyalellopsis costata* subsp. n.(?), *Micruropus wohlii* subsp. n.(?) и др. (Тахтеев и др., 2000а; Тахтеев, неопубл. данные). Р. Вяйноля и Р.М. Камалтынов (Väinölä, Kamaltynov, 1999) также указывают, что подвид *E. verrucosus oligacanthus* в Чивыркуйском заливе образует две морфы – «каменистую» и «песчаную», различающиеся по окраске. Проведенный ими аллозимный анализ показал, что первая сближается с типичным *E. verrucosus*, а вторая – с *E. lividus* (правда, я считаю преждевременным поднимать ранг *E. verrucosus oligacanthus* до уровня вида, что предлагают авторы).

Таким образом, в Чивыркуйском заливе у амфипод наблюдаются ак-

тивно идущие микроэволюционные процессы. Они вряд ли способны привести к появлению таксонов ранга выше вида. Однако очевидно, что микроэволюция охватывает в заливе представителей самых различных родов, и мы являемся свидетелями попыток байкальской фауны преодолеть неприступный барьер несмешиваемости.

5.10. Географическая дифференциация

Географическая дифференциация (аллопатрическое видообразование) безусловно наблюдается у байкальских амфипод. Наиболее яркий пример – мелководье возле Ушканьих островов, где в условиях островной изоляции возник ряд локальных эндемиков (например, *Brandtia insularis, Hyalellopsis insularis, H. macrocephala, Micruropus macroconus tenuis, M. pupilla, M. ushkani, Poekilogammarus dorogostajskii*, несколько новых, неописанных еще видов).

Байкал долгое время был «камнем преткновения» для биологов-эволюционистов «классической школы», поскольку понимание эволюции в духе только лишь дарвинизма и «синтетической теории» основано на представлениях об единой природе микро- и макроэволюционных процессов и обязательной необходимости изоляции дивергирующих популяций. Так, рассматривая именно с этой точки зрения подвид как формирующийся в условиях изоляции «незавершенный» вид, действительно пришлось бы считать, что два подвида одного вида не должны обитать совместно. Из этого логически вытекает признание возможности только аллопатрического (географического) видообразования, на чем настаивали, в том числе и в отношении древних озер, эволюционисты упомянутой «классической» школы Э. Майр (E. Mayr) и Дж. Брукс (J.L. Brooks). В полемику с этими учеными неоднократно вступал М.М. Кожов (1960, 1973 и др.), показывая, что симпатрическое, не связанное с географической изоляцией видообразование не только имеет место в Байкале, но и играет в нем значительную роль. Теперь, когда показано, что путей симпатрического видообразования существует как минимум несколько (Старобогатов, 1985; см. раздел 5.11.), эта дискуссия представляет больше исторический интерес. Тем не менее, длительное время исследователям пришлось не познавать механизмы симпатрической эволюции, а доказывать саму ее возможность.

По моему убеждению, аллопатрический путь имеет для байкальских амфипод подчиненное значение. Основную роль в возникновении фаунистического своеобразия отдельных районов Байкала (Селенгинского мелководья, Чивыркуйского залива, пролива Ольхонские ворота и др.) играет их экологическая специфика, а не пространственная изоляция сама по себе. В частности, рассмотренные в предыдущем разделе примеры представляют собой изменения под влиянием прежде всего отличающихся условий обитания в сорах и заливах.

Насколько многочисленны в Байкале (по крайней мере в его современных очертаниях) географические барьеры? Анализируя распределение

в озере пелофильных видов, мы пришли к выводу, что для них в пределах Байкала практически не существует непреодолимых преград (Механикова, Тахтеев, 1991). В частности, в северной котловине озера нами зарегистрированы 7 пелофильных видов и 1 подвид, ранее в ней не отмечавшихся. Илистые грунты распространены в Байкале на большей части площади его дна, начиная регулярно встречаться с 25-50 м глубины. В то же время глубина перемычек между отдельными котловинами озера составляет 250-500 м. То есть пространства, занятые илами, протягиваются практически непрерывно по всем трем котловинам.

В то же время для видов литоральных пространственный фактор может иметь значение, но в сочетании, как правило, с наблюдающимся на мелководье чередованием типов грунта, что может создавать для этих животных непреодолимые или трудно преодолимые преграды. Насколько он важен?

К. Машико с соавторами (Mashiko et al., 1997; Mashiko, 2000) исследовали генетическую дифференциацию у массового литорального вида *Eulimnogammarus cyaneus* и пришли к выводу, что "intralacustrine speciation by localized topographic changes played a substantial role in the steady increase of indigenous species in ancient lakes"[4]. Необходимо, однако, иметь в виду, что, несмотря на выявленные генетические различия у рачков из различных мест обитания, морфологически все они принадлежат к *одному* виду, даже без подвидового деления.

Это касается и популяций *E. cyaneus*, обитающих по разным берегам истока Ангары, вытекающей из Байкала (материалы В.В. Тахтеева и Е.Б. Говорухиной). В то же время в самой реке Ангаре имеются два морфологически хорошо отличимых подвида этого вида – *E. cyaneus comatus* и *E. cyaneus angarensis* (см. приложение). Возраст истокового участка Ангары – поздне-плейстоценовый, то есть менее 15 тысяч лет (Палеолимнологические…, 1989). Сам К. Машико (Mashiko, 2000) со ссылкой на В.Д. Маца указывает возраст этого участка в пределах 20-80 тыс. лет. Но и в том, и в другом случае условия обитания в Ангаре за такой короткий период оказали на морфологию *E. cyaneus* более существенное влияние, чем многочисленные геологические события, связанные с формированием Байкала в его современных очертаниях. Это, с одной стороны, подтверждает высказанный выше тезис о сравнительно *незначительной* роли пространственной изоляции при видообразовании у амфипод в Байкале; с другой, еще раз подчеркивает *несоответствие* темпов морфологической и молекулярной эволюции (см. гл. 1).

Авторы «Палеолимнологических реконструкций…» (1989) полагают, что на первых этапах развития байкальской озерной системы, когда она состояла из нескольких разобщенных озер, аллопатрическое видообразо-

---

[4] «Внутриозерное видообразование путем локальных топографических изменений играло существенную роль в устойчивом увеличении эндемичных видов в древних озерах» (перевод мой. – *В.Т.*).

вание было более значимым, чем в последующем, когда Байкал стал единым водоемом.

Еще один важный момент: некоторые исследователи считают, что видообразование, связанное с батиметрической и субстратной дифференциацией, является аллопатрическим. Такой взгляд представляется неправильным, по крайней мере в отношении амфипод. Необходимо учитывать высокую подвижность большинства видов амфипод, их способность совершать довольно протяженные миграции. В частности, бентосные бокоплавы ночью поднимаются в толщу вод (Сафронов, 1987; Галазий, 1987; Evstigneeva et al., 1991; и др.). Благодаря переносу течениями мигранты могут опускаться на дно в значительном удалении от места всплытия. Поэтому изоляция популяций в отдельных биотопах и соседних зонах глубин невозможна.

Вряд ли играет изолирующую роль и разница гидростатического давления на различных глубинах. Как уже отмечалось (см. раздел 5.1.), результаты экспериментальных работ со специальной барокамерой не дают основания утверждать большую значимость для амфипод этого фактора.

Батиметрическую и биотопическую сегрегацию иногда также называют парапатрическим видообразованием (см.: Martens, 1997). Но это не меняет сути явления: надежное пространственное разобщение популяций отсутствует. Тем интереснее будет познать генетические механизмы, приводящие к видообразованию в этих условиях.

5.11. Заключение

Резюмируя приведенный в главе материал, следует сказать, что описанные направления эволюции байкальских амфипод проявляются не в равной мере: одни тенденции выражены лишь на уровне подвидов, другие на видовом или даже родовом уровнях; некоторые из них наблюдаются у представителей лишь отдельных родов, другие – у целой их серии. Практически все тенденции, установленные для байкальских бокоплавов, характерны и для морских высших ракообразных (амфипод, изопод, декапод). В целом в Байкале эти процессы «запаздывают» в сравнении с океаническими водоемами, находятся на своих более ранних стадиях; так, например, морские изоподы семейства Bopyridae значительно дальше продвинулись по пути адаптации к паразитизму в марсупиальных сумках и жаберных полостях ракообразных, чем байкальские амфиподы семейства Pachyschesiidae.

Однако данное «запаздывание» не слишком сильное. Это объяснимо, если учесть имевшийся резерв эволюционного времени в том и другом случаях. Так, несмотря на то, что океан – древнейшая среда обитания на нашей планете, его большие глубины в условиях глобального теплого климата неоднократно подвергались стагнации и сероводородному заражению, что приводило к вымиранию древних глубоководных фаун, за исключением пригидротермальных, исходно адаптированных к присутствию

сероводорода. Последнее (современное) охлаждение океанической абиссали, приведшее к насыщению ее кислородом, устранению сероводородного заражения и началу ее новой колонизации водной фауной, было, по-видимому, приурочено к периоду олигоцена (Кузнецов, 1989). Это время, когда, по мнению большинства геологов-байкаловедов, начала интенсивно формироваться Байкальская впадина, и в ней возникли первые глубоководные озера («Палеолимнологические…», 1989).

Приведенная схема эволюционных тенденций может быть сопоставлена не только с процессом эволюции морской фауны, но и с более общими концепциями, основанными на анализе обширной литературы в области эволюционной биологии. Одной из наиболее полных обзорных работ является очерк Я.И. Старобогатова «Проблема видообразования» (1985). Он выделяет 8 типов видообразовательных процессов: географическое видообразование (аллопатрическое), анагенетическое, аллотопное, аллохронное, аллогонное, макромутационное, анолоциклическое и гибридогенное. Первые четыре типа относятся к группе популяционных процессов, оставшиеся четыре – к группе индивидуальных процессов. В этой схеме аллопатрическое видообразование – лишь одна из восьми разновидностей, и Я.И. Старобогатов отводит ему весьма ограниченную роль. При этом он отмечает, что аллопатрическое видообразование возможно лишь при дивергенционных процессах в эволюции экосистем, связанных с разделением первоначальной экосистемы (с ее набором экологических «лицензий») на две различные, и что в приводимых в литературе примерах географическое видообразование нередко путают с аллотопным (когда экологические различия местообитаний остаются неисследованными, и потому преувеличивается роль чисто географического фактора). В отношении Байкала этот автор отмечает, что его экосистема развивалась в значительной мере по диверсификационному типу (Старобогатов, Ситникова, 1990) – за счет «внутренних ресурсов» самой экосистемы, а не за счет ее дивергенции. Применяя данную классификацию к моллюскам Байкала и других гигантских озер, Я.И. Старобогатов и Т.Я. Ситникова (1992) находят, что в этой группе животных наблюдается как минимум пять из упомянутых восьми типов видообразования.

В изложенной в данной главе схеме основных направлений эволюции амфипод батиметрическая, субстратная, ярусная и трофическая дифференциации, а также переход к паразитизму соответствуют аллотопному видообразованию по классификации Я.И. Старобогатова (1985), дифференциация по сезону размножения – аллохронному видообразованию, географическая дифференциация – географическому видообразованию. Освоение прибрежно-соровой зоны Байкала – сложный процесс, совмещающий в себе аллотопную и географическую составляющие. Наличие гибридогенного видообразования в группе байкальских амфипод достоверно пока не доказано, но, исходя из косвенных данных, предполагается (Базикалова, 1962, 1975б; Тахтеев, 1994б). Также нет достоверных доказательств анагенетического и макромутационного видообразования, хотя на основе

собственной интуиции я могу полагать, что они имели место. Анолоциклическое видообразование (искажение жизненного цикла) пока может обсуждаться также лишь в предположительном плане; оно могло проявиться у паразитических *Pachyschesis* – если в будущем удастся получить доказательства наличия у части видов этого рода протерандрического гермафродитизма. Но даже если они будут получены, для группы амфипод данный тип видообразования все равно будет считаться редким и экзотическим. И совершенно следует для них исключить аллогонный тип видообразования, связанный с изменением способа размножения.

Таким образом, в соответствии со схемой Я.И. Старобогатова (1985), для байкальских амфипод можно считать доказанными три типа видообразования из выделяемых им восьми, и еще четыре могут пока только предполагаться. В то же время видно, что аллотопное видообразование по Я.И. Старобогатову на самом деле включает в себя несколько разнообразных и вряд ли сводимых друг к другу процессов. Не исключено, что в дальнейшем этот тип видообразования может претерпеть подразделение на несколько. На мой взгляд, совершенно отдельной «графой» может быть выделен процесс трофической дифференциации. Населяемый биотоп при этом не обязательно должен меняться, однако меняется пищевая специализация (либо возникает у неспециализированных форм). У байкальских амфипод, как отмечалось выше, трофическая дифференциация наблюдается в явном виде лишь у немногих представителей. Однако, если обсуждать вопрос в более общем плане, она может являться очень значимой для эволюции той или иной группы. В частности, трофический фактор может играть ведущую роль в возникновении высокой степени таксономической обособленности морской глубоководной фауны (Бирштейн, Виноградов, 1971). Поэтому можно предложить в качестве особого, девятого по счету типа видообразования выделять *аллотрофическое видообразование*, связанное именно с дифференциацией по характеру пищи.

Однако сколько бы типов видообразования в конечном итоге не оказались выделенными, в их ряду аллопатрическое (географическое) видообразование займет весьма скромное место в качестве одного из множества путей эволюционного процесса.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Таксономические исследования байкальских амфипод, начатые автором в конце 80-х годов, привели к существенному пересмотру системы этих животных. В общей сложности для Байкала были установлены 3 новых для науки семейства, 1 подсемейство, 2 рода, 2 подрода, 20 видов и 10 подвидов бокоплавов; введено 1 замещающее название, 5 видов сведены в синонимы (Тахтеев, 1992а,б, 1993а, 1994б, 1999б, 2000а; Tachteew, 1995; Takhteev, 1997; данная монография). В результате в настоящее время, на мой взгляд, достаточно полно обоснован состав семейств Pallaseidae, Pachyschesiidae и Macrohectopodidae, хотя, разумеется, это не означает, что решены все относящиеся к ним таксономические проблемы. Семейство Acanthogammaridae также в значительной мере ревизовано, однако, как уже упоминалось, из его состава в пересмотре нуждаются роды *Carinurus* и *Hyalellopsis*, а самостоятельность монотипического рода *Cheirogammarus* находится под сомнением; возможно, его в дальнейшем придется слить с родом *Hyalellopsis*. Семейство Gammaridae лишь в малой степени затронуто нашими исследованиями (роды *Bazikalovia*, *Odontogammarus* и *Ommatogammarus*), а семейство Carinogammaridae пока практически не затрагивалось ревизиями включенных в него родов.

Таким образом, эта группа животных оставляет обширное поле для дальнейшей деятельности специалистов-систематиков. Помимо чисто таксономических, попытаемся обозначить хотя бы часть других научных проблем, которые связаны с перспективами дальнейших исследований амфипод Байкала.

Основные направления внутриозерной эволюции этих животных, описанные в главе 5, очевидно, предполагают как минимум несколько различных по своей природе механизмов этого процесса. Выявление экологических и молекулярно-генетических механизмов видообразования в Байкале на примере амфипод можно считать одной из наиболее актуальных задач фундаментально-научных исследований.

Что касается экологических факторов, то, по моему мнению, следует пристальное внимание обратить на сезонные изменения в составе и количественной структуре (в том числе половозрастной) сообществ амфипод литоральной зоны Байкала. По этому вопросу уже имеется несколько ценных публикаций (Вейнберг, 1995; Вейнберг и др., 1995; Вейнберг, Камалтынов, 1998б; Weinberg, 2000). Этими авторами показано наличие сезонной динамики сообществ зообентоса каменистых пляжей Байкала. Намного ранее А.Я. Базикалова (1951б) описала интересный факт раздельного обитания в прибрежной зоне самок и самцов вида *Pallasea cancelloides*. Круглогодичные наблюдения в одних и тех же пунктах на побережье озера позволят выявить период размножения у ряда видов, уточнить его для тех видов, у которых он уже известен, оценить темп роста молоди и подойти к описанию пространственной структуры популяций. Это позволит получить

разностороннюю информацию о жизни вида: где и в какой сезон держатся самцы и самки, обитают они совместно или раздельно, совокупность каких условий вызывает начало созревания яиц и спаривания. Натурные наблюдения следует дополнить экспериментальными работами, в ходе которых путем сочетания различных температурных и фотопериодических условий можно будет вскрыть механизм репродуктивной дифференциации разных видов бокоплавов.

Не меньшее значение имеет изучение регулярных вертикальных и горизонтальных миграций этих ракообразных. Ежесуточные ночные всплытия значительной части популяций многих видов бентосных амфипод в толщу вод (Сафронов, 1987; Evstigneeva et al., 1991; и др.) являются важным фактором, существенно снижающим пространственную изоляцию локальных популяций и обеспечивающим наличие потока генов между ними. Известны и массовые горизонтальные миграции амфипод. Например, 19 июня 2000 г. в бухте Песчаная на острове Ольхон нами наблюдалась подобная направленная миграция вдоль побережья. Скопления рачков *Gmelinoides fasciatus* двигались по направлению к северной оконечности острова полосой шириною не менее 20 м от уреза воды до глубин более 1,5 м. Миграция происходила в утренние часы; примерно в половине одиннадцатого она одновременно прекратилась. Ранее подобные горизонтальные миграции наблюдались на Ольхоне И.В. Вейнберг (устное сообщение).

Один из возможных типов видообразования (см. гл. 5), существование которого у байкальских амфипод пока лишь предполагается (Базикалова, 1962, 1975б; Tachteew, 1995), но не является строго доказанным – гибридогенное, связанное с отдаленной гибридизацией разных видов или даже разных родов. Оно допускается также для ряда других групп байкальской фауны: моллюсков (Ситникова и др., 1991), изопод (Натяганова и др., 1994), подкаменщиковых рыб (Григорьева, Сиделёва, 1987; Валеева, 1994; и др.). Для амфипод существование межвидовых гибридов уже доказано у небайкальских форм (Wildish, 1987) – в роде *Orchestia* Leach, 1814 из семейства Talitridae.

Однако нередко считается, что одним из косвенных доказательств гибридогенеза является хромосомный полиморфизм (высокая кариотипическая дифференциация) в исследуемой группе организмов. Она может быть следствием возникающей при гибридизации полиплоидии. Действительно, кариотипическая дифференциация обнаружена и у байкальских моллюсков семейства Benedictiidae (Ситникова и др., 1991), и у рачков-изопод (Natyaganova, 2000).

Результаты кариологических исследований байкальских амфипод (Salemaa, Kamaltynov, 1994), напротив, выявили у них хромосомный изоморфизм: из 32 изученных видов и 2 подвидов все, кроме одного, имели гаплоидный набор из 26 хромосом, и лишь у *Echiuropus macronychus macronychus* их число оказалось равным 32. В сравнении с европейскими водоемами, в частности, с озером Охрид, где у гаммарид наблюдаются раз-

личия в числе хромосом, байкальские виды, по мнению Х. Салемаа, представляют эволюционный парадокс (Salemaa, Heino, 1990).

Однако полученные результаты могут представляться не столь уж парадоксальными. Вероятно, что структурная организация генома у байкальских бокоплавов позволяет достаточно легко проходить процессам отдаленной гибридизации без образования полиплоидных гибридов, а с сохранением диплоидного состояния. Это значит, что организация самих хромосом, характер и степень их фиксации друг относительно друга и относительно ядерной оболочки обеспечивают удачное прохождение конъюгации гомологов в ходе мейоза и не приводят к качественным изменениям хромосомного аппарата, что снизило бы жизнеспособность гибридного потомства. Если это предположение подтвердится, можно будет говорить об эволюционно «лабильном» геноме у байкальских бокоплавов, признаками которого, по В.Н. Стегнию (1991), являются: «1) наличие локализованного в центромерном участке гетерохроматина; 2) облигатный хромосомный мономорфизм (! - *В.Т.*); 3) относительно низкое количество хромосомно-мембранных связей в интерфазных ядрах клеток генеративной ткани».

При этом полиплоидные виды с их более «консервативным» геномом В.Н. Стегний (1991) расценивает как видообразовательные тупики. Как показано этим автором на примере двукрылых насекомых, виды с «лабильным» геномом являются видами-"генераторами", легко производящими новые виды, и при этом сами они обладают наименее низкими адаптивными возможностями и *наименьшими ареалами* по сравнению с видами, занимающими терминальное положение в филетических линиях и имеющими «консервативный» геном.

По-видимому, такая закономерность носит универсальный характер. Это подтверждают, к примеру, дождевые черви семейства Lumbricidae, полиплоидные расы которых, как правило, населяют границы видовых ареалов и обнаруживают в сравнении с диплоидами высокие адаптивные способности (Викторов, 1988, 1993), или тот факт, что полиплоиды у растений имеют наибольшие ареалы и распространены в зонах контрастных климатических и экологических условий (Чуксанова, 1974).

Поэтому универсальность хромосомного аппарата у байкальских Amphipoda можно расценивать с очень большой долей вероятности как признак эволюционно лабильного генома и, следовательно, как важную предпосылку и одну из главных причин формирования огромного таксономического разнообразия этой группы в Байкале!

Примечательно, что для хирономид рода *Sergentia* (Diptera, Chironomidae) В.И. Провиз и Л.И. Провиз (1999) отмечают то же самое явление, что указано для байкальских и небайкальских гаммарид (Salemaa, Heino, 1990): небайкальские виды *Sergentia* характеризуются разнообразной структурой кариотипа (в том числе количеством хромосом), а эндемичные байкальские – его высокой гомологией (2n=8).

В связи со сказанным большое эволюционное значение может иметь известный из Байкала целый ряд редких и редчайших форм амфипод (Tax-

теев, 1996, 1999в). Они могут, с одной стороны, являться продуктами не вполне «удачного» гибридогенеза, не освоившими широкую экологическую нишу (Тахтеев, 1994б; Tachteew, 1995); а с другой, служить «генераторами» дальнейшего видообразования. Иными словами, если бы в Байкале не было редких видов амфипод, то в нем не было бы и их огромного видового богатства!

Для проверки этих гипотез необходимы дальнейшие генетические и кариологические исследования бокоплавов, а именно: следует определить число хромосом у возможно большего числа видов, изучить в сравнении структурную организацию генома у представителей массовых и редких видов, установить «консервативный» или «лабильный» его характер. Не исключено, что в результате мы получим ключ к пониманию причин большого таксономического разнообразия и ряда иных групп животных в Байкале и других древних озерах мира.

Для познания механизмов эволюции байкальских амфипод необходимо также выявление паразитирующих у них простейших, бактерий и вирусов. Такая необходимость видится мне в связи с обсуждаемой в эволюционной литературе проблемой «горизонтального переноса» генетической информации от одних таксонов к другим (Кордюм, 1982) и известной способностью вирусных эпизоотий вызывать массовые и при этом достаточно однообразные перестройки хромосомного аппарата у животных (Воронцов, 1988). Кроме того, паразитарные инвазии могут являться одним из механизмов возникновения карликовых форм амфипод (см. гл. 5.8.).

Еще одной актуальной задачей можно считать познание химического «языка» амфипод – феромональной коммуникации. Можно, в частности, предпринять серию экспериментальных работ по феромонально-индуцированной отдаленной гибридизации, подобно тем, что были проведены на подкаменщиковых рыбах (Валеева, 1994), и уже более-менее обоснованно оценить значение гибридизации как фактора формирования фауны байкальских амфипод. Изучение влияния температуры и светового режима на уровень гормональной и феромональной активности можно будет связать с фактами сезонной приуроченности либо круглогодичности размножения у различных видов.

Таким образом, разносторонние исследования байкальских эндемичных бокоплавов – бескрайнее поле для приложения сил ученых самого различного профиля. Еще раз привлечь внимание как маститых исследователей, так и студентов к этой интереснейшей группе животных было одной из задач автора. Надеюсь, что выполнение этой задачи удалось.

Приложение

Список семейств, родов и видов байкальских бокоплавов[1]

Семейство Gammaridae Leach, 1814

Род *Abyssogammarus* Sow., 1915

1. *A. gracilis gracilis* Sow., 1915
1a. *A. gracilis minor* Baz., 1945
2. *A. sarmatus sarmatus* (Dyb., 1874)
2a. *A. sarmatus echinatus* Baz., 1935
3. *A. swartschewskii* Sow., 1915

Род *Baicalogammarus* Stebb., 1899

1. *B. pullus* (Dyb., 1874)

Род *Bazikalovia* Tacht., gen. n.

1. *B. minima* (Baz., 1975)
2. *B. obsoleta* (Baz., 1945)
3. *B. simplex* (Sow., 1915)
4. *B. simpliciformis* (Baz., 1975)

Род *Corophiomorphus* Baz., 1945

1. *C. calceolatus* (Sow., 1915)
2. *C. crassicornis* (Sow., 1915)
3. *C. gracilicornis* (Baz., 1945)
4. *C. kietlinskii* (Dyb., 1874)
5. *C. laevis* (Sow., 1915)
6. *C. macrophthalmus* (Baz., 1945)
7. *C. pachycerus* (Baz., 1945)
8. *C. sophiae* (Dyb., 1874)
9. *C. stanislavii* (Dyb., 1874)
10. *C. tenuipes* (Sow., 1915)

Род *Crypturopus* Sow., 1915

1. *C. inflatus* (Dyb., 1874)
2. *C. pachytus* (Dyb., 1874)
3. *C. rugosus* (Dyb., 1874)
4. *C. tenuipes* Baz., 1945
5. *C. tuberculatus* (Dyb., 1874)

Род *Eulimnogammarus* Baz., 1945

1. *E. (Eulimnogammarus) burkani* Baz., 1945
2. *E. (Eulimnogammarus) cruentus* (Dor., 1930)

---

[1] В списке помечены: * – виды и подвиды байкальских родов, обитание которых отмечено, начиная с истокового участка р. Ангары, но не встреченные в самом Байкале и его сорах; ** – небайкальские виды байкальских родов, обитающие в значительном удалении от Байкала.

3. *E. (Eulimnogammarus) cyanoides* (Sow., 1915)
4. *E. (Eulimnogammarus) czerskii* (Dyb., 1874)
5. *E. (Eulimnogammarus) grandimanus* Baz., 1945
6. *E. (Eulimnogammarus) heterochirus* Baz., 1945
7. *E. (Eulimnogammarus) lividus lividus* (Dyb., 1874)
7a. *E. (Eulimnogammarus) lividus angarensis* (Dor., 1916)*
8. *E. (Eulimnogammarus) maackii maackii* (Gerstf., 1858)
8a. *E. (Eulimnogammarus) maackii brevicauda* Baz., 1957*
9. *E. (Eulimnogammarus) macrochirus* (Baz., 1945)
10. *E. (Eulimnogammarus) verrucosus verrucosus* (Gerstf., 1858)
10a. *E. (Eulimnogammarus) verrucosus oligacanthus* Baz., 1945
11. *E. (Eulimnogammarus) viridiformis* (Sow., 1915)
12. *E. (Philolimnogammarus) cyanellus* Baz., 1945
13. *E. (Philolimnogammarus) cyaneus cyaneus* (Dyb., 1874)
13a. *E. (Philolimnogammarus) cyaneus angarensis* Baz., 1957*
13b. *E. (Philolimnogammarus) cyaneus comatus* (Dor., 1916)*
14. *E. (Philolimnogammarus) exiguus* Baz., 1945
15. *E. (Philolimnogammarus) immundus* Baz., 1945
16. *E. (Philolimnogammarus) inconspicuus* Baz., 1945
17. *E. (Philolimnogammarus) marituji* Baz., 1945
18. *E. (Philolimnogammarus) melanochlorus* (Dor, 1930)
19. *E. (Philolimnogammarus) testaceus* (Dyb., 1874)
20. *E. (Philolimnogammarus) viridis viridis* (Dyb., 1874)
20a. *E. (Philolimnogammarus) viridis canus* (Dyb., 1874)
20b. *E. (Philolimnogammarus) viridis olivaceus* (Dyb., 1874)
21. *E. (Philolimnogammarus) viridulus* Baz., 1945
22. *E. (Philolimnogammarus) vittatus* (Dyb., 1874)
23. *E. (Eurybiogammarus) affinis* (Sow., 1915)
24. *E. (Eurybiogammarus) aheneoides* Baz., 1945
25. *E. (Eurybiogammarus) aheneus aheneus* (Dyb., 1874)
25a. *E. (Eurybiogammarus) aheneus asetus* Baz., 1945
25b. *E. (Eurybiogammarus) aheneus setosus* (Dyb., 1874)
26. *E. (Eurybiogammarus) brachycoxalis* Baz., 1945
27. *E. (Eurybiogammarus) byrkini* (Sow., 1915)
28. *E. (Eurybiogammarus) capreolus* (Dyb., 1874)
29. *E. (Eurybiogammarus) epimeralis* (Sow., 1915)
30. *E. (Eurybiogammarus) fuscus fuscus* (Dyb., 1874)
30a. *E. (Eurybiogammarus) fuscus aureus* (Dor., 1916)*
30b. *E. (Eurybiogammarus) fuscus longicornis* Baz., 1945
31. *E. (Eurybiogammarus) ibex ibex* (Dyb., 1874)
31a. *E. (Eurybiogammarus) ibex atrichus* Baz., 1945
32. *E. (Eurybiogammarus) kusnezowi* (Sow., 1915)
33. *E. (Eurybiogammarus) muriniformis* Baz., 1945
34. *E. (Eurybiogammarus) murinus* (Dyb., 1874)
35. *E. (Eurybiogammarus) parvexiformis* Baz., 1945

36. *E. (Eurybiogammarus) parvexii* (Dyb., 1874)
37. *E. (Eurybiogammarus) polyarthrus* (Dyb., 1874)
38. *E. (Eurybiogammarus) proximus* (Sow., 1915)
39. *E. (Eurybiogammarus) rachmanowi* (Sow., 1915)
40. *E. (Eurybiogammarus) saphirinus* (Dyb., 1874)
41. *E. (Eurybiogammarus) schamanensis* (Dyb., 1874)
42. *E. (Eurybiogammarus) similis* (Sow., 1915)
43. *E. (Eurybiogammarus) stenophthalmus* (Dyb., 1874)
44. *E. (Eurybiogammarus) toxophthalmus* (Dyb., 1874)
45. *E. (Eurybiogammarus) ussolzewii ussolzewii* (Dyb., 1874)
45a. *E. (Eurybiogammarus) ussolzewii abyssorum* (Dyb., 1874)
46. *E. (Eurybiogammarus) violaceus* (Dyb., 1874)
47. *E. (Eurybiogammarus) virgatus* (Dor., 1930)

Предположительно к роду *Eulimnogammarus* относятся:
48. *E. (?) abyssalis* Sow., 1915
49. *E. (?) curvimanus* Sow., 1915

Род *Fluviogammarus* Dor., 1916*
1. *F. angarensis* Baz., 1945*
2. *F. brachyurus* (Dor., 1916)*
3. *F. intermedius* Baz., 1945*
4. *F. larviformis* Dor., 1916*

Род *Gammarus* Fabr., 1775
1. *G. lacustris* Sars, 1863 [2]

Род *Heterogammarus* Stebb., 1899
1. *H. capellus capellus* (Dyb., 1874)
1a. *H. capellus sowinskii* (Baz., 1945)
2. *H. sophianosii* (Dyb., 1874)

Условно к роду *Heterogammarus* относятся:
3. *H. bifasciatus* (Dyb., 1874)
4. *H. ignotus* (Dyb., 1874)
5. *H. incertus* Sow., 1915

Род *Homocerisca* Baz., 1945
1. *H. caudata* Baz., 1945
2. *H. perla* (Dyb., 1874)
3. *H. perloides* Baz., 1945
4. *H. tenuicauda* Baz., 1975

Род *Lobogammarus* Baz., 1945
1. *L. latus* Baz., 1945

---

[2] Вид небайкальского происхождения, изредка встречается в прибрежно-соровой зоне, где, по всей видимости, не размножается, и попадает в нее за счет сноса из водоемов, расположенных на побережье Байкала.

Род *Macropereiopus* Sow., 1915

1. *M. albulus* (Dyb., 1874)
2. *M. florii* (Dyb., 1874)
3. *M. grandimanus* Baz., 1975
4. *M. leucophthalmus* (Sow., 1915)
5. *M. mirus* Baz., 1975
6. *M. parvus* Baz., 1945
7. *M. wagneri wagneri* Sow., 1915

7a. *M. wagneri dagarskii* Sow., 1915

Род *Micruropus* Stebb., 1899

1. *M. asper* Baz., 1962
2. *M. brevicauda* Baz., 1945
3. *M. ciliodorsalis ciliodorsalis* Sow., 1915

3a. *M. ciliodorsalis rostratus* Baz., 1962

4. *M. cristatus* Dor., 1936
5. *M. dybowskii* Baz., 1945
6. *M. eugenii* Baz., 1959
7. *M. fixsenii* (Dyb., 1874)
8. *M. galasii* Baz., 1962
9. *M. glaber glaber* (Dyb., 1874)

9a. *M. glaber murini* Baz., 1945

10. *M. ivanowi ivanowi* Baz., 1945

10a. *M. ivanowi garjajewi* Baz., 1945

11. *M. klukii* (Dyb., 1874)
12. *M. koshowi koshowi* Baz., 1945

12a. *M. koshowi crassicauda* Baz., 1962

12b. *M. koshowi setosus* Baz., 1945

13. *M. laeviusculus laeviusculus* (Sow., 1915)

13a. *M. laeviusculus dubius* Baz., 1945

14. *M. littoralis littoralis* (Dyb., 1874)

14a. *M. littoralis crassipes* Sow., 1915

15. *M. macroconus macroconus* Baz., 1945

15a. *M. macroconus calceolaris* Baz., 1945

15b. *M. macroconus gurjanowae* Baz., 1945

15c. *M. macroconus tenuis* Baz., 1945

16. *M. minutus* (Sow., 1915)
17. *M. mozi* Baz., 1945
18. *M. parvulus* Baz., 1945
19. *M. possolskii* Sow., 1915
20. *M. pupilla* Baz., 1962
21. *M. pusillus* Baz., 1962
22. *M. semenowi* Baz., 1945
23. *M. talitroides talitroides* (Dyb., 1874)

23a. *M. talitroides angarensis* Dor., 1916*

23b. *M. talitroides eurypus* Baz., 1945
23c. *M. talitroides latus* Baz., 1962
24. *M. ushkani* Baz., 1945
25. *M. vortex vortex* (Dyb., 1874)
25a. *M. vortex angarensis* Baz., 1962*
25b. *M. vortex vorticellus* Baz., 1945
26. *M. wohlii wohlii* (Dyb., 1874)
26a. *M. wohlii platycercus* (Dyb., 1874)

Род *Odontogammarus* Stebb., 1899
1. *O. bekmanae* Tacht., 1999
2. *O. brevipes* Dor., 1930
3. *O. calcaratus calcaratus* (Dyb., 1874)
3a. *O. calcaratus caeculus* Tacht., 1999
3b. *O. calcaratus improvisus* Dor., 1930
3c. *O. calcaratus pulcherrimus* Dor., 1930
4. *O. demianowiczi* Dor., 1930
5. *O. korotnewi* (Sow., 1915)
6. *O. margaritaceus* (Dyb., 1874)

Род *Ommatogammarus* Stebb., 1899
1. *O. albinus* (Dyb., 1874)
2. *O. carneolus carneolus* (Dyb., 1874)
2a. *O. carneolus amethystinus* (Dyb., 1874)
2b. *O. carneolus melanophthalmus* Dor. in: Baz., 1945
3. *O. flavus.* (Dyb., 1874)
4. *O. hyacinthinus* (Dyb., 1874)

Семейство Acanthogammaridae Garjajew, 1901

Подсемейство Acanthogammarinae Garjajew, 1901

Род *Acanthogammarus* Stebb., 1899
1. *A. (Acanthogammarus) brevispinus* Dor., 1922
2. *A. (Acanthogammarus) godlewskii godlewskii* (Dyb., 1874)
2a. *A. (Acanthogammarus) godlewskii gracilispinus* Tacht., subsp. n.
3. *A. (Acanthogammarus) lappaceus lappaceus* Tacht., sp. n.
3a. *A. (Acanthogammarus) lappaceus longispinus* Tacht., subsp.n.
4. *A. (Acanthogammarus) subbrevispinus* Baz., 1945
5. *A. (Acanthogammarus) victorii victorii* (Dyb., 1874)
5a. *A. (Acanthogammarus) victorii maculosus* Dor., 1930
6. *A. (Brachyuropus) flavus flavus* (Garj., 1901)
6a. *A. (Brachyuropus) flavus curtus* Baz., 1945
6b. *A. (Brachyuropus) flavus rodionowi* Dor., 1922
6c. *A. (Brachyuropus) flavus sowinskii* Baz., 1945
7. *A. (Brachyuropus) grewingkii* (Dyb., 1874)
8. *A. (Brachyuropus) korotneffii* (Garj., 1901)

9. *A. (Brachyuropus) nassonowi* (Dor., 1922)
10. *A. (Brachyuropus) reichertii* (Dyb., 1874)

Род *Brandtia* Bate, 1862
1. *B. (Brandtia) latissima latissima* (Gerstf., 1858)
1a. *B. (Brandtia) latissima acera* (Dyb., 1877)*
1b. *B. (Brandtia) latissima dicera* (Dyb., 1877)*
1c. *B. (Brandtia) latissima extima* Dor., 1930
1d. *B. (Brandtia) latissima intermedia* Dor., 1930
1e. *B. (Brandtia) latissima lata* (Dyb., 1874)
1f. *B. (Brandtia) latissima latior* (Dyb., 1874)
1g. *B. (Brandtia) latissima polyspina* Dor., 1930
2. *B. (Spinacanthus) armata armata* (Dyb., 1874)
2a. *B. (Spinacanthus) armata ongureni* (Garj., 1901)
3. *B. (Spinacanthus) birsteini* Baz., 1948
4. *B. (Spinacanthus) insularis* (Dor., 1930)
5. *B. (Spinacanthus) margaritae* Baz., 1959
6. *B. (Spinacanthus) parasitica* (Dyb., 1874)

Род *Burchania* Tacht., gen. n.
1. *B. meissneri* (Baz., 1935)

Род *Carinurus* Sow., 1915
1. *C. amentatus* G.Kar., 1976
2. *C. bazikalovae* G.Kar., 1976
3. *C. belkinii* (Garj., 1901)
4. *C. bicarinatus* Baz., 1935
5. *C. bifrons* G.Kar., 1976
6. *C. microphthalmus* (Sow., 1915)
7. *C. obscurus* Dor., 1922
8. *C. platycarinus* (Sow., 1915)
9. *C. reissnerii* (Dyb., 1874)
10. *C. solskii* (Dyb., 1874)
11. *C. werestschagini* Baz., 1935

Род *Cheirogammarus* Sow., 1915
1. *Ch. inflatus* Sow., 1915

Род *Coniurus* Sow., 1915
1. *C. palmatus* Sow., 1915
2. *C. radoschkowskii* (Dyb., 1874)
3. *C. wadimi* Sow., 1915

Род *Hyalellopsis* Stebb., 1899
1. *H. (Hyalellopsis) bicolorata* Baz., 1948
2. *H. (Hyalellopsis) carinata* Sow., 1915
3. *H. (Hyalellopsis) costata* Sow., 1915
4. *H. (Hyalellopsis) czyrnianskii* (Dyb., 1874)
5. *H. (Hyalellopsis) depressirostris* Sow., 1915

6. *H. (Hyalellopsis) eugeniae* Sow., 1915
7. *H. (Hyalellopsis) grisea* Dor., 1930
8. *H. (Hyalellopsis) hamata* Sow., 1915
9. *H. (Hyalellopsis) insularis* (Baz., 1936)
10. *H. (Hyalellopsis) irinae* Baz., 1959
11. *H. (Hyalellopsis) latipes latipes* Baz., 1945
11a. *H. (Hyalellopsis) latipes selengensis* Baz., 1945
12. *H. (Hyalellopsis) macrocephala* Baz., 1945
13. *H. (Hyalellopsis) nana* Baz., 1959
14. *H. (Hyalellopsis) setosa* Sow., 1915
15. *H. (Hyalellopsis) stebbingi* Sow., 1915
16. *H. (Hyalellopsis) taczanowskii* (Dyb., 1874)
17. *H. (Hyalellopsis) tixtonae tixtonae* Sow., 1915
17a. *H. (Hyalellopsis) tixtonae glabra* Baz., 1945
18. *H. (Hyalellopsis) variabilis* Dor., 1930
19. *H. (Boeckaxelia) carpenterii carpenterii* (Dyb., 1874)
19a. *H. (Boeckaxelia) carpenterii elegans* (Dor., 1930)
19b. *H. (Boeckaxelia) carpenterii profundalis* (Baz., 1945)
20. *H. (Boeckaxelia) potanini* (Dor., 1922)
21. *H. (Boeckaxelia) rubra* (Garj., 1901)
22. *H. (Dorogammarus) castanea* (Dor., 1930)

Род *Propachygammarus* Baz., 1945
1. *P. bicornis* (Dor., 1930)
2. *P. dryshenkoi* (Garj., 1901)
3. *P. lamellispinis* (Baz., 1945)
4. *P. maximus* (Garj., 1901)

Подсемейство Garjajewiinae Tachteew, subfam. n.

Род *Garjajewia* Sow., 1915
1. *G. cabanisii cabanisii* (Dyb., 1874)
1a. *G. cabanisii dershawini* Sow., 1915
1b. *G. cabanisii ninae* Baz., 1945
2. *G. dogieli* Baz., 1945
3. *G. sarsi* Sow., 1915

Род *Koshovia* Baz., 1945
1. *K. mirabilis* Baz., 1975

Род *Paragarjajewia* Baz., 1945
1. *P. petersii petersii* (Dyb., 1874)
1a. *P. petersii microphthalma* Baz., 1948

Род *Plesiogammarus* Stebb., 1899
1. *P. brevis brevis* Baz., 1975
1a. *P. brevis mazepowae* Tacht., 1997
1b. *P. brevis inquaesitus* Tacht., 1997

2. *P. gerstaeckeri* (Dyb., 1874)
3. *P. longicornis* Sow., 1915
4. *P. martinsoni martinsoni* Tacht., 1997
4a. *P. martinsoni impransus* Tacht., 1997
5. *P. timoshkini* Tacht., 1997
6. *P. zienkowiczii* (Dyb., 1874)

Семейство Pallaseidae Tachteew, 1995

Род *Gymnogammarus* Sow., 1915
1. *G. macrurus* Sow., 1915

Род *Hakonboeckia* Stebb., 1899
1. *H. strauchii* (Dyb., 1874)

Род *Leptostenus* Baz., 1945
1. *L. leptocerus* (Dyb., 1874)

Род *Metapallasea* Baz., 1959
1. *M. galinae* Baz., 1959

Род *Pallasea* Bate, 1862
1. *P. (Pallasea) baikali baikali* Stebb., 1899
1a. *P. (Pallasea) baikali inermis* Sow., 1915
1b. *P. (Pallasea) baikali nigromaculata* Dor., 1922
2. *P. (Pallasea) cancelloides* (Gerstf., 1858)
3. *P. (Pallasea) cancellus cancellus* (Pallas, 1776)
3a. *P. (Pallasea) cancellus angarensis* Dor., 1916*
3b. *P. (Pallasea) cancellus gerstfeldtii* (Dyb., 1874)
4. *P. (Pallasea) grubii grubii* (Dyb., 1874)
4a. *P. (Pallasea) grubii arenicola* Dor., 1922
5. *P. (Pallasea) kesslerii* (Dyb., 1874)
6. *P. (Pallasea) maligna* Tacht., sp. n.
7. *P. (Pallasea) quadrispinosa* Sars, 1867**
8. *P. (Homalogammarus) brandtii brandtii* (Dyb., 1874)
8a. *P. (Homalogammarus) brandtii flaviceps* Dor., 1922
8b. *P. (Homalogammarus) brandtii tenera* Sow., 1915
9. *P. (Pentagonurus) dybowskii dybowskii* Stebb., 1899
9a. *P. (Pentagonurus) dybowskii fluminalis* Tacht., nom. nov.*
10. *P. (Pentagonurus) viridis* (Garj., 1901)

Род *Poekilogammarus* Stebb., 1899
1. *P. (Poekilogammarus) pictus* (Dyb., 1874)
2. *P. (Poekilogammarus) sukaczewi* Sow., 1915
3. *P. (Bathygammarus) lydiae* (Baz., 1935)
4. *P. (Bathygammarus) semenkewitschi semenkewitschi* (Sow., 1915)
4a. *P. (Bathygammarus) semenkewitschi okunewae* Tacht., 1995
5. *P. (Bathygammarus) unguisetosus* (Sow., 1915)
6. *P. (Inobsequentus) galini* Tacht., 2000

7. *P. (Onychogammarus) araneolus* (Dyb., 1874)
8. *P. (Onychogammarus) crassimanus* Sow., 1915
9. *P. (Onychogammarus) dorogostajskii dorogostajskii* Tacht., 1995
9a. *P. (Onychogammarus) dorogostajskii pygoacanthus* Tacht., 1995
10. *P. (Onychogammarus) ephippiatus* (Dyb., 1874)
11. *P. (Onychogammarus) erinaceus* Tacht., 1992
12. *P. (Onychogammarus) longipes* Baz., 1945
13. *P. (Onychogammarus) megonychoides* Baz., 1945
14. *P. (Onychogammarus) megonychus megonychus* Sow., 1915
14a. *P. (Onychogammarus) megonychus perpolitus* Tacht., 2000
15. *P. (Onychogammarus) pictoides* Sow., 1915
16. *P. (Rostrogammarus) rostratus rostratus* Sow., 1915
16a. *P. (Rostrogammarus) rostratus amblyops* Baz., 1945
16b. *P. (Rostrogammarus) rostratus brevirostris* Baz., 1945
16c. *P. (Rostrogammarus) rostratus longirostris* Baz., 1945
17. *P. (Rostrogammarus) talitrus talitrus* (Dyb., 1874)
17a. *P. (Rostrogammarus) talitrus orchestes* (Dyb., 1874)
18. *P. (Variogammarus) curvirostris* Baz., 1945
19. *P. (Variogammarus) rectirostris* Baz., 1945

Таксоны, условно относимые к семейству Pallaseidae:

Род *Ceratogammarus* Sow., 1915
1. *C. acerus* Baz., 1937
2. *C. cornutus* (Sow., 1915)
3. *C. dybowskii* Sow., 1915

Род *Parapallasea* Stebb., 1899
1. *P. borowskii borowskii* (Dyb., 1874)
1a. *P. borowskii sitnikovae* Tacht., subsp. n.
1b. *P. borowskii wosnessenskii* Dor., 1922
2. *P. lagowskii* (Dyb., 1874)
3. *P. puzyllii puzyllii* (Dyb., 1874)
3a. *P. puzyllii nigra* (Garj., 1901)

Род *Polyacanthisca* Baz., 1937
1. *P. calceolata* Baz., 1937

Семейство Carinogammaridae Tachteew, fam. n.

Род *Carinogammarus* Stebb., 1899
1. *C. cinnamomeus* (Dyb., 1874)
2. *C. wagii wagii* (Dyb., 1874)
2a. *C. wagii pallidus* (Dor., 1922)

Род *Echiuropus* Sow., 1915
1. *E. (Echiuropus) levis* Baz., 1945
2. *E. (Echiuropus) macronychus macronychus* Sow., 1915

2a. *E. (Echiuropus) macronychus brevicaudatus* Sow., 1915
2b. *E. (Echiuropus) macronychus sempercarinatus* (Baz., 1975)
3. *E. (Echiuropus) morawitzii* (Dyb., 1874)
4. *E. (Echiuropus) perplexus* (Baz., 1975)
5. *E. (Asprogammarus) bathyphilus* (Baz., 1975)
6. *E. (Asprogammarus) bekmanae* Mekhanikova, Chapelle et De Broyer (в печати)
7. *E. (Asprogammarus) macropsis* (Baz., 1975)
8. *E. (Asprogammarus) puer* (Baz., 1975)
9. *E. (Asprogammarus) pulchelliformis* (Baz., 1975)
10. *E. (Asprogammarus) pulchellus* (Dyb., 1874)
11. *E. (Asprogammarus) rhodophthalmus rhodophthalmus* (Dyb., 1874)
11a. *E. (Asprogammarus) rhodophthalmus brachyurus* (Baz., 1975)
11b. *E. (Asprogammarus) rhodophthalmus microphthalmus* (Dyb., 1874)
11c. *E. (Asprogammarus) rhodophthalmus strenuus* (Baz., 1975)
12. *E. (Asprogammarus) seidlitzii* (Dyb., 1874)
13. *E. (Smaragdogammarus) gulekani* (Baz., 1975)
14. *E. (Smaragdogammarus) smaragdinus* (Dyb., 1874)

Род *Gmelinoides* Baz., 1945
1. *G. fasciatoides* (Gurjanova, 1929)**
2. *G. fasciatus* (Stebb., 1899)

Род *Pseudomicruropus* Baz., 1962
1. *P. chargoensis* (Sow., 1915)
2. *P. lepidiformis* Baz., 1962
3. *P. lepidus* (Baz., 1945)
4. *P. rotundatulus rotundatulus* (Baz., 1945)
4a. *P. rotundatulus magnus* Baz., 1962

Семейство Macrohectopodidae Sowinsky, 1915

Род *Macrohectopus* Stebb., 1906
1. *M. branickii* (Dyb., 1874)

Семейство Pachyschesiidae Tachteew, 1998

Род *Pachyschesis* Baz., 1945
1. *P. acanthogammarii* Tacht., sp. n.
2. *P. bazikalovae* G.Kar., 1976
3. *P. bergi* Baz., 1945
4. *P. branchialis* (Dyb., 1874)
5. *P. bumammus* Tacht., sp. n.
6. *P. crassus* (Sow., 1915)
7. *P. cucuschonok* Tacht., sp. n.
8. *P. indiscretus* Tacht., sp. n.
9. *P. inquilinus* Tacht., sp. n.

10. *P. karabanowi* Tacht., sp. n.
11. *P. lamakini* Tacht., sp. n.
12. *P. pinguiculus* Tacht., sp. n.
13. *P. punctiommatus* Tacht., sp. n.
14. *P. rarus* Tacht., sp. n.
15. *P. sideljowae* Tacht., sp. n.
16. *P. vorax* Tacht., sp. n.

Сокращение фамилий авторов: Baz. – А.Я. Базикалова; Dyb. – B. Dybowsky (Б.И. Дыбовский); Garj. – В.П. Гаряев; Gerstf. – G. Gerstfeldt; G.Kar. – G.S. Karaman; Sow. – В.К. Совинский; Stebb. – T.R.R. Stebbing; Tacht. – В.В. Тахтеев.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев В.В. Морфо-функциональные адаптации у экто- и мезопаразитических равноногих ракообразных подотряда Flabellifera // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, вып. 1. – С. 32-42.

Алфераки С. Несколько соображений по поводу труда А.П. Семенова-Тянь-Шанского "Таксономические границы вида и его подразделений" // Биологич. журн. – 1910. – Т. 1. Кн. 4. – С. 165-170.

Алякринская И.О. Физиолого-биохимические предпосылки устойчивости рапаны // Гидробиол. журн. – 1989. – Т. 25, № 6. – С. 83-87.

Асочаков А.А. К методике измерения длины тела амфипод // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 2. – С. 90-94.

Базикалова А.Я. К систематике байкальских Amphipoda // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1935. – Т. 6. – С. 31-52.

Базикалова А.Я. Каспийские элементы в фауне амфипод Байкала // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1940. – Т. 10. – С. 357-367.

Базикалова А.Я. Материалы по изучению размножения байкальских амфипод // Изв. АН СССР. Отд. биол. наук. – 1941. – № 3. – С. 407-426.

Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкала // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1945. – Т. 11. – С. 1-440.

Базикалова А.Я. Адаптивное значение размеров байкальских амфипод // Докл. АН СССР. – 1948а. – Т. 61, № 3. – С. 569-572.

Базикалова А.Я. Заметки об амфиподах Байкала // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1948б. – Т. 12. – С. 20-32.

Базикалова А.Я. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1951а. – Т. 13. – С. 120-205.

Базикалова А.Я. О росте некоторых амфипод из Байкала и Ангары // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1951б. – Т. 13. – С. 206-216.

Базикалова А.Я. Возрастные изменения некоторых видов рода *Acanthogammarus* // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1954а. – Т. 14. – С. 327-354.

Базикалова А.Я. Некоторые данные по биологии *Acanthogammarus (Brachyuropus) grewingki* (Dyb.) // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1954б. – Т. 14. – С. 312-326.

Базикалова А.Я. Об амфиподах реки Ангары // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1957. – Т. 15. – С. 377-387.

Базикалова А.Я. Новые виды амфипод из Малого моря // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1959. – Т. 17. – С. 512-519.

Базикалова А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea) // Систематика и экология ракообразных Байкала. Тр. Лимнолог. ин-та. – 1962. – Т. 2 (22), ч. 1. – С. 3-140.

Базикалова А.Я. Донная фауна // Лимнология придельтовых пространств Байкала. Селенгинский район. – Л.: Наука, 1971. – С. 95-114.

Базикалова А.Я. К систематике байкальских амфипод (Роды *Carinogammarus* Stebbing, *Eucarinogammarus* (Sow.) и *Asprogammarus* gen. n.) // Новое о фауне Байкала. Часть 1. – Новосибирск: Наука, 1975а. – С. 31-81.

Базикалова А.Я. Новые амфиподы озера Байкал // Новое о фауне Байкала. Часть 1. – Новосибирск: Наука, 1975б. – С. 81-92.

Базикалова А.Я., Бирштейн Я.А., Талиев Д.Н. Осмотическое давление полостной жидкости бокоплавов оз. Байкал // Докл. АН СССР. – 1946а. – Т. 53, № 3. – С. 293-295.

Базикалова А.Я., Бирштейн Я.А., Талиев Д.Н. Осморегуляторные способности бокоплавов оз. Байкал // Докл. АН СССР. – 1946б. – Т. 53, № 4. – С. 381-384.

Базикалова А.Я., Талиев Д.Н. О некоторых зависимостях дивергентной эво-

люции Amphipoda и Cottoidei в оз. Байкал // Докл. АН СССР. – 1948. – Т. 59, № 3. – С. 565-568.

Байков К.С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1999. – 95 с.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. – М.: Наука, 1964а. – 432 с.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. – М.: Наука, 1964б. – 456 с.

Беклемишев В.Н. Методология систематики. – М.: KMK Scientific Press Ltd., 1994. – 250 с.

Бекман М.Ю. Биология *Gammarus lacustris* Sars в Прибайкальских озерах // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1954. – Т. 14. – С. 263-311.

Бекман М.Ю. О карликовых самцах у эндемиков Байкала // Докл. АН СССР. – 1958. – Т. 120, № 1. – С. 208-211.

Бекман М.Ю. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом море // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1959. – Т. 17. – С. 342-381.

Бекман М.Ю. Экология и продукция *Micruropus possolskii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. Тр. Лимнолог. ин-та СО АН СССР. – 1962. – Т. 2 (22), ч. 1. – С. 141-155.

Бекман М.Ю. Амфиподы // Экология Южного Байкала. – Иркутск, 1983а. – С. 128-143.

Бекман М.Ю. Бентос приустьевых участков рек // Лимнология Северного Байкала. – Новосибирск: Наука, 1983б. – С. 103-108.

Бекман М.Ю. Глубоководная фауна амфипод // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. – Новосибирск: Наука, 1984. – С. 114-123.

Бекман М.Ю. Зообентос Баргузинского залива // Озера Баргузинской долины. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 120-127.

Бекман М.Ю., Базикалова А.Я. Биология и продукционные возможности некоторых байкальских и сибирских бокоплавов // Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН. – 1951. – Вып. 1. – С. 61-67.

Бекман М.Ю., Деньгина Р.С. Население бентали и кормовые ресурсы рыб Байкала // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. – М.: Наука, 1969. – С. 42-47.

Беляев Г.М. Глубоководные океанические желоба и их фауна. – М.: Наука, 1989. – 255 с.

Берг Л.С. Труды по теории эволюции (1922-1930). – Л.: Наука, 1977. – 388 с.

Бирштейн Я.А. Пресноводные ослики (Asellota) // Фауна СССР. Ракообразные. Т. 7, вып. 5. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 144 с.

Бирштейн Я.А. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун. – М.: Наука, 1985. – 247 с.

Бирштейн Я.А., Виноградов М.Е. Роль трофического фактора в таксономическом обособлении морской глубоководной фауны // Бюлл. МОИП. Отд. биологич. – 1971. – Т. 76, вып. 3. – С. 59-92.

Бирштейн Я.А., Романова Н.Н. Отряд бокоплавы. Amphipoda // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. – М.: Пищевая пром-ть, 1968. – С. 241-289.

Богданов В.Т. Роль притоков северной оконечности Байкала в общем химическом стоке в озеро и их влияние на динамику биогенных элементов // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 177-180.

Бочкарев П.Ф., Куренных Э.П. Предварительные данные по химическому составу некоторых видов гаммарид озера Байкал // Краткие сообщения о научно-исследовательских работах за 1962 г. – Иркутск: Иркут. госуд. ун-т, 1964. – С. 45-51.

Бошко Е.Г. Фаунистический комплекс беспозвоночных организмов, населяю-

щих речных раков в водоемах Украины // Паразиты и другие симбиоиты водных беспозвоночных и рыб. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 22-36.

Брауер Р.У., Кайзер Дж., Несбит Д.Л., Райт С.Л., Бекман М.Ю., Сиделев Г.Н. Реакция гаммарид Байкала на гидростатическое давление // Журн. эволюц. биохим. и физиол. – 1980. – Т. 16, № 6. – С. 545-550.

Бритаев Т.А., Мэмми М.П. Симбиотическая ассоциация в пелагиали: полихета *Hipponoe gaudichaudi* (Polychaeta, Amphinomidae) и морские уточки (Cirripedia, Lepadomorpha) // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, вып. 6. – С. 30-35.

Валеева Н.И. О феромонально-индуцированной гибридизации бычка-желтокрылки (*Cottocomephorus grewingki*) и песчаной широколобки (*Paracottus kessleri*) // Актуальные проблемы биологии (тез. докл. к юбил. науч. конф., посвящ. 75-летию ИГУ). – Иркутск, 1994. – С. 38.

Василенко С.В. К систематике и экологии крабов-комменсалов семейства Pinnotheridae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) Охотского и северной части Японского морей // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 218. – С. 75-95.

Вейнберг И.В. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал / Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – Иркутск, 1995. – 24 с.

Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. 1. Фауна // Зоол. журн. – 1998а. – Т. 77, № 2. – С. 158-165.

Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. 2. Сообщества // Зоол. журн. – 1998б. – Т. 77, № 3. – С. 259-265.

Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М., Карабанов Е.Б. Динамика биоты каменистого пляжа озера Байкал // Вод. ресурсы. – 1995. – Т. 22, № 4. – С. 365-377.

Величко А.А., Фаустова М.А., Исаева Л.Л. Палеогеографические реконструкции последнего оледенения в северном полушарии // Четвертичная палеоэкология и палеогеография северных морей. – М.: Наука, 1988. – С. 27-43.

Верещагин Г.Ю. К вопросу о происхождении и истории фауны и флоры Байкала // Тр. Комиссии по изуч. оз. Байкала. – 1930. – Т. 3. – С. 77-116.

Верещагин Г.Ю. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1940. – Т. 10. – С. 73-239.

Вершинин Н.В. К вопросу о происхождении реликтовой фауны в Норильской группе озер // Докл. АН СССР. – 1960. – Т. 64, № 5. – С. 739-742.

Вершинин Н.В., Сычева А.В., Сырыгина Ф.Ф. К фауне беспозвоночных озера Хантайского // Тр. Краснояр. отд. СибНИИРХ. – 1967. – Т. 9. – С. 214-230.

Викторов А.Г. Полиплоидия популяций модельного вида дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) на границе ареала // Вид и его продуктивность в ареале: Матер. 5 Всес. совещ., Тбилиси, 10-12 нояб. 1988 г. – Вильнюс, 1988. – С. 186-187.

Викторов А.Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae // Успехи соврем. биол. – 1993. – Т. 113, № 3. – С. 304-312.

Вилисова И.К. К вопросу о питании байкальского пелагического бокоплава *Macrohectopus branickii* Dyb. // Докл. АН СССР. – 1951. – Т. 79, № 2. – С. 329-331.

Вилисова И.К. К экологии байкальского пелагического бокоплава *Macrohectopus branickii* Dyb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. Тр. Лимнолог. ин-та. – 1962. – Т. 2 (22), ч. 1. – С. 156-171.

Виноградов Г.М. Жизненные формы амфипод-гиперинд родов *Hyperia* и *Parathemisto* на различных этапах онтогенеза // Зоол. журн. – 1988а. – Т. 67, вып. 3. – С. 346-352.

Виноградов Г.М. Система жизненных форм пелагических бокоплавов // Докл. АН СССР. – 1988б. – Т. 298, № 4. – С. 1509-1512.

Виноградов Г.М. Амфиподы в тонком придонном слое юго-западной части Индийского океана // Океанология. – 1990а. – Т. 30, № 1. – С. 121-125.

Виноградов Г.М. Жизненные формы прибрежных беломорских амфипод

(Crustacea, Amphipoda) района Великой Салмы // Биол. науки. – 1990б. – № 8. – С. 77-85.

Виноградов Г.М. Новый вид *Trischizostoma* (Amphipoda, Gammaridea) из Индийского океана (с ключом для определения рода) // Зоол. журн. – 1991. – Т. 70, вып. 6. – С. 25-31.

Виноградов Г.М. Вероятные пути заселения морской пелагиали амфиподами-гаммаридами: анализ жизненных форм // Журн. общ. биологии. – 1992. – Т. 53, № 3. – С. 328-339.

Виноградов Г.М. Амфиподы-стервятники (Amphipoda Gammaridea, Crustacea) с континентального склона Норвежского моря // Бентос северных морей Евразии. – М.: Изд-во ВНИРО, 1997. – С. 90-93.

Воронцов Н.Н. Постепенное или внезапное видообразование: «или – или» или «и – и»? // Дарвинизм: история и современность. – Л.: Наука, 1988. – С. 87-103.

Выхристюк Л.А. Органическое вещество и его преобразование в донных отложениях // Динамика байкальской впадины. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 192-203.

Вяйноля Р., Камалтынов Р.М. Аллоферментный анализ эволюционного разнообразия байкальских амфипод (Crustacea) и их взаимоотношения с европейским видом *Pallasea quadrispinosa* // Вторая Верещагинская Байкальская конференция, 5-10 окт. 1995 г. Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск, 1995. – С. 40.

Гаврилов Г.Б. К вопросу о времени размножения амфипод и изопод оз. Байкал // Докл. АН СССР. – 1949. – Т. 64, № 5. – С. 739-742.

Гаврилов Г.Б. Макрофауна прибрежной платформы Южного Байкала в районе Лиственичного / Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – 1950. – 4 с.

Галазий С.Г. Интенсивность дыхания байкальской пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* (Dyb.) // Гидробиол. журн. – 1980. – Т. 16, № 5. – С. 83-87.

Галазий С.Г. Микрозональное распределение приповерхностного зоопланктона // Морфология и экология рыб. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 77-85.

Галазий С.Г., Корнакова Э.Ф., Кузнецова А.И. Некоторые эколого-физиологические и биохимические характеристики пелагического бокоплава Байкала // Советско-польский симпозиум «100-летие исследований поляков в Восточной Сибири и на Байкале» / Тез. докл. – Иркутск, 1989. – С. 13-15.

Гаряев В.П. Гаммариды озера Байкала. Ч. 1. Acanthogammarini // Тр. О-ва естествоисп. Имп. Казан. ун-та. – Казань, 1901. – Т. 35, вып. 6. – 62 с.

Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. Паразитические черви, моллюски и членистоногие. – М.: Высш. школа, 1978. – 292 с.

Грезе В.Н. Основные черты гидробиологии оз. Таймыр // Тр. ВГБО. – 1957. – Т. 8. – С. 183-218.

Григорьева Г.И., Сиделёва В.Г. Полиморфизм гемоглобина и белков плазмы крови у подкаменщиковых рыб рода *Batrachocottus* (семейство Cottidae) // Морфология и экология рыб. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 4-9.

Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. – М.: Наука, 1983. – 216 с.

Гросвальд М.Г. Байкальская область в контексте ледниковой истории северной Евразии // Байкал – природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата. Иркутск, Россия, 11-17 мая 1994 г. Тезисы. Т. 1. – Иркутск: Изд-во ЛИСНА, 1994. – С. 17-20.

Гурьянова Е.Ф. К фауне Crustacea – Malacostraca устьев р. Енисея // Русск. гидробиол. журн. – 1929. – Т. 8, № 10/12. – С. 285-299.

Гурьянова Е.Ф. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 41.). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 1032 с.

Данилов И.Д. Проблемы позднечетвертичной истории Баренцева и Карского

морей // Четвертичная палеоэкология и палеогеография северных морей. – М.: Наука, 1988. – С. 73-82.

Дехтяр М.Н. Филогенетический параллелизм становления двухкамерности и ее таксономическое значение у раковинных амеб подкласса Testacealobosia (Rhizopoda) // Зоол. журн. – 1995. – Т. 74, № 6. – С. 3-11.

Дорогостайский В.Ч. О фауне ракообразных реки Ангары // Ежегод. Зоол. музея Росс. Акад. наук. – 1916. – Т. 21, вып. 4. – С. 302-322.

Дорогостайский В.Ч. Материалы для карцинологической фауны озера Байкал // Тр. Комиссии по изуч. оз. Байкала. – 1922. – Т. 1, вып. 2. – С. 105-153.

Дорогостайский В.Ч. Новые материалы для карцинологической фауны озера Байкал // Тр. Комиссии по изуч. оз. Байкала. – 1930. – Т. 3. – С. 49-76.

Дорогостайский В.Ч. Гаммариды Баргузинского залива // Изв. БГНИИ при Восточносиб. гос. ун-те. – 1936. – Т. 7, вып. 1-2. – С. 42-51.

Дыбовский В.И. Гаммароиды озера Байкала // Изв. Сиб. отд. Имп. Русск. геогр. об-ва. – 1875. – Т. 6, №№ 1-2. – С. 10-80.

Дыбовский Б. Автобиография // Пятидесятилетие Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского Географического общества. Юбилейный сборник. Фауна Байкала. Вып. 1. / Под ред. А.Коротнева. – Киев: Типогр. С.В.Кульжеико, 1901. – С. 1-12.

Ербаева Э.А., Сафронов Г.П., Кицук Т.И., Шершнев И.М. Донные беспозвоночные Братского водохранилища // Проблемы сохранения биоразнообразия. Матер. конф. «Проблемы экологии». Чтения памяти проф. М.М.Кожова, г. Иркутск, 28-30 октября 1997 г. – Новосибирск: Наука, 1998. – С. 115-118.

Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 396 с.

Зезина О.Н. О гипоморфных признаках у глубоководных донных животных // Адаптация организмов к глубоководному образу жизни: Тр. Ин-та океанологии им. П.П.Ширшова. – 1989. – Т. 123. – С. 35-48.

Иванов Б.Г., Соколов В.И. Аномалии в развитии вторичных половых признаков у северной креветки *Pandalus borealis* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76, № 2. – С. 133-141.

Иорданский Н.Н. Челюстной аппарат постоянножаберных хвостатых амфибий и некоторые проблемы гетерохронной эволюции // Зоол. журн. – 1994. – Т. 73, № 12. – С. 87-99.

Камалтынов Р.М. Токсикологическая устойчивость амфипод // Экология Южного Байкала. – Иркутск, 1983. – С. 251-262.

Камалтынов Р.М. О современном состоянии систематики амфипод (Crustacea, Amphipoda) озера Байкал // Зоол. журн. – 1992. – Т. 71, № 6. – С. 24-31.

Камалтынов Р.М. Родственные взаимоотношения байкальских амфипод // Вторая Верещагинская Байкальская конференция, 5-10 окт. 1995 г. Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск, 1995. – С. 74.

Камалтынов Р.М. Истоки экологического сходства амфипод Палеарктики // Экологически эквивалентные виды гидробионтов в великих озерах мира. Междунар. симп. Улан-Удэ, Респ. Бурятия, Россия, 2-4 сент. 1997 г. —Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1997. – С. 24-26.

Камалтынов Р.М. Эволюция биоты озера Байкал на примере амфипод // Биологическое разнообразие животных Сибири. Матер. науч. конф. Томск, 28-30 окт. 1998 г. – Томск, 1998. – С. 65-66.

Камалтынов Р.М., Механикова И.В., Кравцова Л.С., Карабанов Е.Б., Вотинцева Т.К. Локальное разнообразие амфипод на каменистом мелководье Южного Байкала // Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе: Матер. конф. (г. Чита, 12-14 мая 1999 г.). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1999. – С. 159-160.

Каменская О.Е. Экологическая классификация глубоководных амфипод // Тр. Ин-та океанологии им. П.П.Ширшова. – 1984. – Т. 119. – С. 154-160.

Карабанов Е.Б., Сиделёва В.Г., Вильямс Д.Ф., Хурсевич Г.К., Кузьмин М.И., Прокопенко А.А., Афонина Т.Е., Гвоздков А.Н., Гелетий В.Ф. Гляциальные экологические стрессы как механизм видообразования в озере Байкал // // Третья Верещагинская Байкальская конференция, 22-27 авг. 2000 г. Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск: Лимнолог. ин-т СО РАН, 2000. – С. 104-105.

Касымов А.Г. Морфология и экология каспийского морского таракана *Saduria entomon caspia* (Crustacea, Isopoda) // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, № 7. – С. 1076-1078.

Кожов М.М. К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания // Изв. Биол.-Геогр. Науч.-Исслед. Ин-та при Госуд. Иркут. Ун-те. – 1931. – Т. 5, вып. 1. – 171 с.

Кожов М.М. О видообразовании в оз. Байкал // Бюлл. МОИП. Отд. биологич. – 1960. – Т. 65, вып. 6. – С. 39-47.

Кожов М.М. Биология озера Байкал. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 316 с.

Кожов М.М. Очерки по байкаловедению. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1972. – 254 с.

Кожов М.М. Становление и пути эволюции фауны озера Байкал // Проблемы эволюции. Т. 3. – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 5-30.

Кожов М.М., Николаева Е.П. Озеро Байкал. Численность и биомасса *Macrohectopus branickii* (Dyb.) // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. – М.: Наука, 1973. – С. 179-183.

Кожова О.М., Сиделев Г.Н., Резинков Н.С. Наблюдения планктонных и нектобентических сообществ // Геолого-геофизические и подводные исследования озера Байкал. – М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1979. – С. 87-91.

Колупаев Б.И., Крекешева Т.И. Содержание каротиноидов некоторых животных из оз. Байкал // Журн. эволюц. биох. и физиол. – 1987. – № 1. – С. 144-146.

Колупаев Б.И., Шеврук Н.Ф. Газообмен байкальских и палеарктических гаммарид при повышении температуры воды // Проблемы экологии Прибайкалья. Тез. докл. к республ. совещ., Иркутск, 10-13 сент. 1979 г. Т. 1. Продуктивность водных экосистем. – Иркутск, 1979. – С. 152-153.

Контримавичус В.Л. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма) // Журн. общ. биологии. – 1982. – Т. 43, № 3. – С. 291-302.

Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. – Киев: Наукова думка, 1982. – 261 с.

Корогодин В.И., Корогодина В.Л., Файси Ч. Функциональная концепция мутагенеза // Природа. – 1990. – № 2. – С. 5-12.

Корочкин Л.И. Параллелизмы молекулярной структуры генома и проблемы эволюции // Молекулярные механизмы генетических процессов. – М., 1985. – С. 132-146.

Костюк Ю.О. Каталог типів Gammaridea (Crustacea, Amphipoda), описаних В.К. Совинським, які зберігаются в Інституті зоології АН Української РСР (за матеріалами Зоологічної експедиції на озеро Байкал у 1900-1902 рр. під керівництвом проф. О.О. Коротнєва) // Зб. праць Зоол. музею. № 35. – Київ: Наукова думка, 1973. – С. 93-99.

Косолапов В.Н., Синева Л.Н. Действие фенола и промышленных стоков ЦБП на двигательную активность гидробионтов // Токсикогенетические и экологические аспекты загрязнения окружающей среды. – Иркутск: Иркут. ун-т, 1982. – С. 96-102.

Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Акиншина Т.В., Варыханова К.В., Механикова И.В., Гумевюк А.А., Камалтынов Р.М., Рожкова Н.А., Ситникова Т.Я., Слугина З.В., Черных В.И. Количественная характеристика донных биоценозов литорали оз. Байкал с использованием ландшафтного районирования // 6 съезд ВГБО: Тез. докл. – Мурманск, 1991. – С. 179-180.

Кравцова Л.С., Камалтынов Р.М., Карабанов Е.Б. Донное население субак-

вальных ландшафтов Южного Байкала // Биологическое разнообразие животных Сибири: Матер. науч. конф., г. Томск, 28-30 окт. 1998 г. – Томск, 1998. – С. 144-145.

Крицкая У.А. Зараженность гаммарид (Crustacea: Amphipoda) оз. Байкал грегаринами (Sporozoa: Gregarinidae) // Проблемы общей и региональной паразитологии. – Улан-Удэ: Изд-во Бурят. сельскохоз. академии, 2000. – С. 35-38.

Кузнецов А.П. Глубоководная фауна. Основы адаптаций к глубоководному образу жизни. История формирования // Адаптация организмов к глубоководному образу жизни: Тр. Ин-та океанологии им. П.П.Ширшова. – 1989. – Т. 123. – С. 7-22.

Курандина Д.П., Овчаренко Н.А., Дубровский Ю.В. О паразитировании микроспоридии *Thelohania muelleri* у бокоплавов бассейна Черного моря // 3 Всес. конф. по мор. биол., Севастополь, 18-20 окт., 1988: Тез. докл. Ч. 2. – Киев, 1988. – С. 68-69.

Куренных Э.П. О химическом составе гаммарид озера Байкал // Гидрохимические исследования природных вод Восточной Сибири. Тр. Иркут. ун-та. Сер. химич. – 1970. – Т. 50, вып. 3, ч. 1. – С. 85-90.

Левченко В.Ф. Модели в теории биологической эволюции. – СПб.: Наука, 1993. – 382 с.

Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора: Автоэволюция формы и функции. – М.: Мир, 1991. – 456 с.

Линевич А.А. Итоги исследований фауны Байкала за 1975-1989 гг. // Морфология и эволюция беспозвоночных. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 3-53.

Лукин Е.И. Фауна открытых вод Байкала, ее особенности и происхождение // Зоол. журн. – 1986. – Т. 65, вып. 5. – С. 666-672.

Любарский Г.Ю. Судьба «Методологии...» // Методология систематики / В.Н.Беклемишев. – М.: KMK Scientific Press Ltd., 1994. – С. 231-249.

Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. – М.: KMK Scientific Press Ltd., 1996. – 436 с.

Любищев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Т. 3. – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 31-56.

Матёкин П.В., Корешкова Н.Д., Механикова И.В. Соотношение таксонов байкальских гаммарид по данным их электрофоретических спектров белков. – М., 1987. – Деп. в ВИНИТИ, № 1115-В87. – 8 с.

Мейен С.В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. – 1974. – Т. 35, № 3. – С. 353-364.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495-508.

Мейен С.В. Нетривиальная биология (заметки о ...) // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51, № 1. – С. 4-14.

Мельник Н.Г., Тимошкин О.А., Сиделёва В.Г. Распределение *M. branickii* и некоторые особенности его экологии // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). – Новосибирск: Наука, 1995. – С. 511-522.

Меншуткин В.В., Ащепкова Л.Я. Моделирование процесса эволюции байкальских гаммарид // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 198-214.

Месяцев И., Зенкевич Л., Россолимо Л. Предварительный отчет о работах Байкальской Экспедиции Зоологического Музея Московского Университета летом 1917 г. // Тр. Комиссии по изуч. оз. Байкала. – 1922. – Т. 1, вып. 2. – С. 162-179.

Механикова И.В. Схема организации Amphipoda и терминология // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). – Новосибирск: Наука, 1995. – С. 480-484.

Механикова И.В. Морфо-экологические адаптации байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* к условиям существования в водоемах различного типа // Иссле-

дования водных экосистем Восточной Сибири. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – С. 104-114.

Механикова И.В., Тахтеев В.В. Фауна амфипод Северного Байкала // Морфология и эволюция беспозвоночных. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 199-210.

Механикова И.В., Тахтеев В.В. Сообщества амфипод Северного Байкала. – Иркутск, 1992. – 24 с. – Деп. в ВИНИТИ 30.06.1992, N 2108-В92.

Механикова И.В., Тахтеев В.В., Тимошкин О.А. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 2. Сравнительный анализ органов боковой линии у различных представителей бокоплавов // Зоол. журн. – 1995. – Т. 74, вып. 3. – С. 43-53.

Натяганова А.В., Камалтынов Р.М., Щербаков Д.Ю. Кариологическое исследование изопод эндемичного рода *Baicalasellus* (Isopoda) // Байкал – природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата. Иркутск, Россия, 11-17 мая 1994 г. Тезисы. Т. 5. – Иркутск: Изд-во ЛИСНА, 1994. – С. 115-116.

Николаева Е.П. Материалы по питанию байкальского пелагического бокоплава // Сб. крат. сообщ. и докл. о науч. работе по биологии и почвоведению (Иркут. ун-т). – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1964. – С. 31-35.

Николаева Е.П. Некоторые данные к биологии размножения пелагического байкальского бокоплава *Macrohectopus branickii* Dyb. // Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркут. госуд. ун-те. – 1967. – Т. 20. – С. 28-33.

Огарков О.Б. Молекулярно-биологическое исследование эволюции байкальских амфипод (Crustacea, Amphipoda) / Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – Новосибирск, 1999. – 16 с.

Огарков О.Б., Камалтынов Р.М., Беликов С.И., Щербаков Д.Ю. Анализ филогенетических взаимоотношений байкальских эндемичных амфипод (Crustacea, Amphipoda) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей участка митохондриального гена III субъединицы цитохромоксидазы // Молекул. биол. – 1997. – Т. 31, № 1. – С. 32-37.

Оглоблин Д.А. Листоеды, Galerucinae // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 26, вып. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – 455 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. – СПб: Зоол. ин-т РАН, 1995. – 628 с.

Осадчих В.Ф. Нахождение рачка *Cardiophilus baeri* в марсупиуме корофиид (Amphipoda, Gammaridae) // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56, вып. 1. – С. 156-158.

Остроумова Е.А., Остроумов В.А., Сумина О.Н., Мишарин С.И., Антипина А.И., Колесниченко А.В. Поиск белков, родственных стрессовым белкам растений в спектрах белков эндемичных байкальских рыб // Сохранение биологического разнообразия геотермальных рефугиев Байкальской Сибири. Матер. науч. конф. (Иркутск, 21-22 дек. 1999 г.). – Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2000. – С. 55-56.

Палеолимнологические реконструкции: Байкальская рифтовая зона / Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П. и др. – Новосибирск: Наука, 1989. – 109 с.

Пармузин Ю.П. Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин // Путоранская озерная провинция. – Новосибирск: Наука, 1975а. – С. 64-97.

Пармузин Ю.П. Тундролесье как ландшафтно-озерный пояс Земли // Путоранская озерная провинция. – Новосибирск: Наука, 1975б. – С. 6-18.

Пирожников П.Л. Морские и байкальские элементы в фауне р. Енисея // Бюлл. МОИП. Отд. биологич. – 1937. – Т. 46, вып. 3. – С. 165-172.

Подражанский А.М. Вижу дно Байкала! – Л.: Гидрометеоиздат, 1982. – 152 с.

Поповская Г.И. Фитопланктон // Лимнология Северного Байкала. – Новосибирск: Наука, 1983. – С. 85-93.

Провиз В.И., Провиз Л.И. Атлас и определитель личинок хирономид рода *Sergentia* из озера Байкал. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, Науч.-издат. центр ОИГГМ СО РАН, 1999. – 102 с.

Рудстам Л., Мельник Н.Г., Шубенков С.Г. Беспозвоночные хищники в пелагических пищевых сетях: сходства между *Macrohectopus branickii* (Amphipoda) в озере Байкал и *Mysis relicta* (Mysidaceae) в озере Онтарио // Сибир. экол. журн. – 1998. – № 5. – С. 429-434.

Рыбаков А.В. *Bourdonia tridentata* gen. n. sp. n. (Isopoda: Cabiropsidae) – гиперпаразит *Bopyroides hyppolytes* Kröyer из креветки *Pandalus borealis* // Паразитология. – 1990. – Т. 24, № 5. – С. 408-416.

Рыбаков А.В., Авдеев В.В. Два вида рода *Bopyroides* Stimpson (Isopoda: Bopyridae) из дальневосточных креветок // Паразитология. – 1991. – Т. 25, № 2. – С. 167-172.

Сато Х., Морино Х. Анализ содержимого кишечника у 3 видов амфипод в прибойных зонах Байкала // Третья Верещагинская Байкальская конференция, 22-27 авг. 2000 г. Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск: Лимнолог. ин-т СО РАН, 2000. – С. 199.

Сафроиов Г.П. К вопросу о миграциях байкальских гаммарид // 5 конф. мол. ученых вузов Иркутск. обл.: Тез. докл. Ч. 2. – Иркутск, 1987. – С. 53.

Свешников В.А., Виноградов Г.М. Жизненные формы рачков-гипериид // Докл. АН СССР. – 1987. – Т. 293, № 4. – С. 1011-1015.

Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51, № 5. – С. 579-599.

Сиделёва В.Г., Механикова И.В. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidei) озера Байкал // Экология и морфология рыб. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 222. – Л., 1990. – С. 144-161.

Ситникова Т.Я. Почему погибли брюхоногие моллюски в конце плиоцена? // Третья Верещагинская Байкальская конференция, 22-27 авг. 2000 г. Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск: Лимнолог. ин-т СО РАН, 2000. – С. 207-208.

Ситникова Т.Я., Островская Р.М., Побережный Е.С., Козлова С.А. Новые результаты исследования полиплоидии у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Pectinibranchia) // Морфология и эволюция беспозвоночных. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 266-281.

Совинский В.К. Amphipoda оз. Байкал // Зоол. исследов. Байкала. Т. 9, вып. 1. – Киев, 1915. – 381 с., 37 табл. рис.

Современная систематика: методологические аспекты / Под ред. И.Я.Павлинова. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 240 с.

Соколова Ю.А., Сундуков О.В. Снижение активности эстераз – специфическая черта патогенеза при микроспоридиозах насекомых? // Взаимоотношения паразита и хозяина. Всеросс. науч. конф., 8-10 дек. 1998 г., Москва. Тез. докл. – М., 1998. – С. 61.

Старобогатов Я.И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Общая геология. Т. 20. – М.: ВИНИТИ, 1985. – 96 с.

Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Пути видообразования моллюсков озера Байкал // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 499-512.

Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Процесс видообразования в гигантских озерах // Экологические исследования Байкала и Байкальского региона. Ч. 1. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. – С. 18-53.

Стегний В.Н. Системная реорганизация генома при видообразовании // Проблемы генетики и теории эволюции. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 242-252.

Стом Д.И., Тимофеев М.А. О реакции избегания *Gammarus lacustris* Sars байкальской воды // Сибир. эколог. журн. – 1999. – Т. 6, № 6. – С. 649-653.

Талиев Д.Н. Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны // Тр. Байкал. лимнолог. ст. – 1940. – Т. 10. – С. 241-355.

Талиев Д.Н. О роли фетализации в эволюции эндемичной фауны Байкала // Докл. АН СССР. – 1951. – Т. 78, № 3. – С. 605-608.

Тарасов А.Г. Донная фауна глубоководных впадин Каспия. 2. Генезис и вертикальная зональность // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76, № 1. – С. 5-15.

Тахтеев В.В. *Carinogammarus cinnamomeus* (Dybowsky, 1874) = *Echinogammarus borealis* Sowinsky, 1915, syn. n. // Вестн. зоол. – 1992а. – № 4. – С. 72.

Тахтеев В.В. *Poekilogammarus erinaceus* sp. n. – новый вид байкальских бокоплавов (Amphipoda, Gammaridae) // Зоол. журн. – 1992б. – Т. 71, вып. 2. – С. 150-153.

Тахтеев В.В. Заметка об одиом «потерянном» виде байкальских бокоплавов (Amphipoda, Gammaridae) // Зоол. журн. – 1993а. – Т. 72, вып. 1. – С. 152-153.

Тахтеев В.В. Фауна бокоплавов прибрежной зоны Байкала в районе Больших Котов. Метод. указания. – Иркутск: РИО ИГУ, 1993б. – 26 с.

Тахтеев В.В. Некоторые тенденции в эволюции байкальских бокоплавов // Актуальные проблемы биологии (тез. докл. к юбил. науч. конф., посвящ. 75-летию ИГУ). – Иркутск, 1994а. – С. 64.

Тахтеев В.В. Систематика, экология и распределение эндемичных байкальских бокоплавов (роды *Poekilogammarus*, *Plesiogammarus*, *Pachyschesis*) / Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – СПб: Зоол. ин-т РАН, 1994б. – 141 с.

Тахтеев В.В. К экологии редкого вида бокоплавов *Polyacanthisca calceolata* (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал в связи с вопросом о параллелизме в развитии байкальской и океанической глубоководных фаун // Зоол. журн. – 1995. – Т. 74, № 3. – С. 141-143.

Тахтеев В.В. Редкие виды бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) озера Байкал // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика. Тез. докл. I регионал. конф. 14-16 мая 1996 г. Т. II. – Улан-Удэ, 1996. – С. 26-28.

Тахтеев В.В. Изучение эволюционных параллелизмов на примере байкальских бокоплавов // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. I межрегионал. науч.-практич. конф., 19-22 мая 1997 г. – Кемерово: Кузбассвузиздат, 1997. – С. 99-100.

Тахтеев В.В. Автохтонное развитие фауны бокоплавов (Crustacea Amphipoda) озера Байкал: основные направления и эволюционные параллелизмы // Современные проблемы экологии, природопользования и ресурсосбережения Прибайкалья: Матер. науч. конф. (Иркутск, 22-23 сентября 1998 г.). – Иркутск, 1998а. – С. 317-318.

Тахтеев В.В. Паразито-хозяинные взаимоотношения эндемичных байкальских амфипод // Взаимоотношения паразита и хозяина. Всеросс. науч. конф., 8-10 дек. 1998 г., Москва. Тез. докл. – М., 1998б. – С. 64.

Тахтеев В.В. К вопросу о предполагаемых элементах общего генезиса в байкальской и ледовитоморской фаунах бокоплавов // Бюл. МОИП. Отд. биологич. – 1999а. – Т. 104, вып. 4. – С. 3-11.

Тахтеев В.В. Ревизия рода *Odontogammarus* (Crustacea, Amphipoda, Gammaridae) из озера Байкал // Зоол. журн. – 1999б. – Т. 78, № 7. – С. 796-810.

Тахтеев В.В. К вопросу о критериях включения в Красную книгу Байкальского региона представителей эндемичной фауны Байкала (на примере амфипод) // Сибир. экολог. журн. – 1999в. – Т. 6, № 6. – С. 667-672.

Тахтеев В.В. Дополнение к ревизии рода *Poekilogammarus* Stebbing, 1899 (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea) из озера Байкал // Зоол. журн. – 2000а. – Т. 79, № 6. – С. 649-661.

Тахтеев В.В. Жизненные формы амфипод озера Байкал // Проблемы систематики, экологии и токсикологии беспозвоночных: Юбил. сб. в честь 80-летия каф. гидробиол. и зоол. беспозвоночных. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000б. – С. 12-21.

Тахтеев В.В. Некоторые актуальные задачи гидрофаунистики в Байкальском регионе // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000в. – (Биоразнообразие Байкальского региона. Труды Биолого-почвенного факультета ИГУ. Вып. 3). – С. 4-20.

Тахтеев В.В., Механикова И.В. Некоторые данные по биологии и экологии байкальских паразитических бокоплавов рода *Pachyschesis* (Amphipoda, Gammaridae) // Зоол. журн. – 1993. – Т. 72, вып. 4. – С. 18-28.

Тахтеев В.В., Механикова И.В. Распределение эндемичных нектобентических бокоплавов в озере Байкал // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1996. – Т. 101, вып. 4. – С. 39-48.

Тахтеев В.В., Механикова И.В. Новый вид бокоплавов (Crustacea Amphipoda) из горных водотоков хребта Хамар-Дабан // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – С. 115-123.

Тахтеев В.В., Ижболдина Л.А., Помазкова Г.И., Провиз В.И., Ситникова Т.Я., Бондаренко Н.А., Мазепова Г.Ф., Рожкова Н.А., Старобогатов Я.И., Галкин А.Н., Плешанов А.С., Бессолнцына И.А., Русинек О.Т., Амбросова Е.В. Биота некоторых термальных источников Прибайкалья и связанных с ними водоемов // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000а. – С. 55-100.

Тахтеев В.В., Окунева Г.Л., Провиз В.И., Рёпсторф П., Ситникова Т.Я., Адов Ф.В., Шубенков С.Г., Салия С.Н. К характеристике донной фауны и сообществ зообентоса Северного Байкала в районе Байкало-Ленского заповедника // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000б. – С. 21-41.

Тахтеев В.В., Снимщикова Л.Н., Окунева Г.Л., Тимошкин О.А., Оболкина Л.А., Танmicев А.И. Характеристика донного населения глубинной зоны Байкала // Экология. – 1993. – № 6. – С. 60-68.

Тимофеев М.А. Сравнительная оценка отношения байкальских гаммарид и голарктического *Gammarus lacustris* к абиотическим факторам / Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – Иркутск, 2000. – 19 с.

Тимофеев М.А., Стом Д.И., Гиль Т.А., Наумова Е.Ю. Определения температурного преферендума амфипод и их реакции на высокие температуры // Человек. Среда. Вселенная. Тез. докл. Междунар. науч.-практич. конф. 16-20 июня 1997 г. Т. 1. – Иркутск, 1997. – С. 75-77.

Тимофеев М.А., Стом Д.И., Шатилина Ж.М. О взаимосвязи термопреферендума гаммарид и их устойчивости к гипертермии // Третья Верещагинская Байкальская конференция, 22-27 авг. 2000 г. Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск: Лимнолог. ин-т СО РАН, 2000а. – С. 236-237.

Тимофеев М.А., Стом Д.И., Шатилина Ж.М., Наумова Е.Ю. Отношение некоторых байкальских и сибирских амфипод к температуре (термопреферендум и терморезистентность) // Сохранение биологического разнообразия геотермальных рефугиев Байкальской Сибири. Матер. науч. конф. (Иркутск, 21-22 дек. 1999 г.). – Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2000б. – С. 11-12.

Тимошкин О.А., Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Мельник Н.Г., Кравцова Л.С., Ситникова Т.Я., Ижболдина Л.А., Мазепова Г.Ф., Механикова И.В., Афанасьева Э.Л., Слугина З.В., Рожкова Н.А., Провиз В.И., Евстигнеева Т.Д., Шевелёва Н.Г., Зубина Л.В., Новикова О.А., Рёпсторф П., Наумова Т.В. Пелагические и донные сообщества Байкала: существует ли взаимосвязанная цикличность в их развитии? // Третья Верещагинская Байкальская конференция, 22-27 авг. 2000 г. Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск: Лимнолог. ин-т СО РАН, 2000. – С. 232-235.

Тимошкин О.А., Механикова И.В., Тахтеев В.В. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 1. Локализация, возрастная и индивиду-

альная изменчивость органов боковой линии у байкальской пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* // Зоол. журн. – 1995а. – Т. 74, вып. 3. – С. 35-42.

Тимошкин О.А., Механикова И.В., Шубенков С.Г. Морфологические особенности *M. branickii* // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). – Новосибирск: Наука, 1995. – С. 485-511.

Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития // Система. Симметрия. Гармония. – М.: Мысль, 1988. – С. 38-130.

Хмелёва Н.Н. Закономерности размножения ракообразных. – Минск: Наука и техника, 1988. – 208 с.

Цветкова Н.Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. – Л.: Наука, 1975. – 257 с.

Чайковский Ю.В. Наука о разнообразии // Химия и жизнь. – 1989. – № 1. – С. 40-48.

Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. – М.: Наука, 1990. – 272 с.

Чайковский Ю.В. Преобразование разнообразия. Эволюционная теория Сергея Мейена // Химия и жизнь. – 1994. – № 1. – С. 20-29.

Черепанов В.В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. – Новосибирск: Наука, 1986. – 239 с.

Чуксанова Н.А. Полиплоидия и видообразование у растений // Теоретические и практические проблемы полиплоидии. – М.: Наука, 1974. – С. 64-80.

Шарова И.Х. Экологическая морфология животных. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1987. – 69 с.

Шаталкин А.И. Биологическая систематика. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. – 184 с.

Шерстянкин П.П., Каплин В.М. Исследование с помощью прозрачномера скоплений *Macrohectopus branickii* (Dyb.) в оз. Байкал // Гидробиол. журн. – 1973. – Т. 9, № 1. – С. 89-91.

Andres H.G. Amphipoda (Flohkrebse) // Fauna der Antarktis / Hrsg. J.Sieg, J.W.Wägele. – Berlin und Hamburg: Verl. Paul Parey, 1990. – S. 133-143, Farbtaf. VIII, IX.

Andres H.G., Lott N. Verzeichnis der Typen aus der Sammlung Crustacea des Zoologischen Institut und Zoologischen Museums der Universität Hamburg. Amphipoda, Gammaridae // Mitt. Hamb. Zool. Mus. und Inst. – 1977. – Bd. 74. – S. 53-64.

Baldanova D.R., Kritskaya U.A., Pronin N.M. Gammarids of Lake Baikal basin as intermediate hosts of helmints // Ecological parasitology on the turn of millenium: Internat. Symp., Saint-Petersburg, Russia, 1-7 July, 2000. – St.-Petersburg, 2000. – P. 70-71.

Barnard J.L. A new genus of galapagan amphipod inhabiting the buccal cavity of the sea-turtle, *Chelona mydas* // Symp. Ser. Mar. biol. Assoc. India. No. 2. Proc. Symcavity of the sea-turtle, *Chelona mydas* / Proc. Symp. of Crustaceana. – 1966. – Pt. 1. – P. 119-125.

Barnard J.L., Barnard C.M. Freshwater Amphipoda of the world. – Virginia: Mt. Vernon, 1983. – 830 p.

Bauer R.T. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism // Biol. Bull. – 1986. – Vol. 170, February. – P. 11-31.

Bauer R.T. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1989a. – Vol. 127. – P. 175-187.

Bauer R.T. Decapod crustacean grooming: Functional morphology, adaptive value, and phylogenetic significance // Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea / Ed. B.Felgenhauer, L.Watling & A.B.Thistle. – Rotterdam: A.A.Balkema, 1989b. – P. 49-73.

Bauer R.T. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and re-

cruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species // Invertebrate Reproduction and Development. – 1992. – Vol. 22, Nos. 1-3. – P. 193-202.

Bauer R.T., Rivera Vega L.W. Pattern of reproduction and recruitment in two sicyoniid shrimp species (Decapoda: Penaeoidea) from a tropical seagrass habitat // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1992. – Vol. 161. – P. 223-240.

Bekman M.Yu., Kamaltynov R.M., Mekhanikova I.V., Takhteev V.V. List of Gammaridae species // Lake Baikal: Evolution and Biodiversity / Ed. O.M.Kozhova and L.R.Izmest'eva. – Leiden: Backhuys Publishers, 1998. – P. 388-397.

Bishop J.D.D., Shalla S.H. Discrete seasonal reproduction in an abyssal peracarid crustacean // Deep-Sea Res., Pt. 1. – 1994. – Vol. 41, Nos. 11-12. – P. 1789-1800.

Bouchon D., Chentoufi A., Souty-Grosset C., Mocquard J.P., Juchault P. Photopériodisme et reproduction czes les crustacés supérieurs // Bull. Groupe etude rythmes biol. – 1991. – Vol. 23, No. 4. – P. 9.

Bourguet D., Lambert A., Raibaut A., Renaud F. L'insolite nanisme de crustacés parasites // Recherche. – 1993. – Vol. 24, No. 253. – P. 454-456.

Bousfield E.L. Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England. – London: Cornell Univ. Press, Comstock publ. assoc., 1973. – 312 p.

Bousfield E.L. A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world // Crustaceana. – 1977. – Suppl. 4. – P. 282-316.

Bousfield E.L. Amphipoda. Gammaridea // Synopsis and classification of living organisms / Ed. S.P.Parker. – New York: McGraw-Hill, 1982a. – Vol. 2. – P. 254-285.

Bousfield E.L. Amphipoda (Paleohistory) // Yearbook of Science & Technology. – McGraw-Hill, 1982b. – P. 96-100.

Bousfield E.L., Kendall J.A. The amphipod superfamily Dexaminoidea on the North American Pacific coast; Families Atylidae and Dexaminidae: Systematics and distributional ecology // Amphipacifica. – 1994. – Vol. 1, No. 3. – P. 3-66.

Bousfield E.L., Shih C.-t. The phyletic classification of amphipod crustacean: Problems in resolution // Amphipacifica. – 1994. – Vol. 1, No. 3. – P. 76-132.

Boxshall G.A. A new genus of tantulocaridan (Crustacea: Tantulocarida) parasitic on a harpacticoid copepod from Tasmania // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.). – 1988. – Vol. 54, No. 6. – P. 271-274.

Boxshall G.A., Harrison K. New Nicothoid copepods (Copepoda: Siphonostomatoida) from an amphipod and from deep-sea isopods // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.). – 1988. – Vol. 54, No. 6. – P. 285-299.

Boxshall G.A., Lincoln R.J. Tantulocarida, a new class of Crustacea ectoparasitic on other crustaceans // J. Crustac. Biol. – 1983. – Vol. 3. – P. 1-16.

Boxshall G.A., Lincoln R.J. The life cycle of the Tantulocarida (Crustacea) // Philos. Transact. Royal Soc. London. – 1987. – Vol. 315B. – P. 267-303.

Boxshall G.A., Vader W. A new genus of Tantulocarida (Crustacea) parasitic on an amphipod host from the North Sea // J. Nat. Hist. – 1993. – Vol. 27. – P. 977-988.

Brandt A. Redescription of *Notophryxus clypeatus* Sars, 1895, a parasitic isopod of mysidaceans from the Kolbeinsey Ridge, north of Iceland // Sarsia. – 1993. – Vol. 78, No. 2. – P. 123-127.

Brauer R.W., Bekman M.Yu., Keyser D.L., Nesbitt S.G., Sidelew G.N., Wright S.L. Adaptation to high hydrostatic pressures of abyssal gammarids from Lake Baikal in Eastern Siberia // Comp. Biochem. Physiol. – 1980. – Vol. 65A. – P. 109-128.

Brauer R.W., Jordan M.R., Roer R.D., Williams E.E., Bekman M.Yu., Galazii G.I., Sidelyova V.G. Pressure effects on thermal preference behaviour in gammarid amphipods from 600-1000 m in Lake Baikal // J. therm. Biol. – 1984. – Vol. 9, No. 3. – P. 205-213.

Bulnheim H.-P. Zur Ökophysiologie, Sexualität und Populationsgenetik litoraler Gammaridea – ein Überblick // Helgol. Meeresunters. – 1991. – Bd. 45, H. 3. – S. 381-401.

Cash C.E., Bauer R.T. Adaptations of the branchial ectoparasite *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae) for survival and reproduction related to ecdysis of the host, *Palaemonetes pugio* (Caridea, Palaemonidae) // J. Crustac. Biol. – 1993. – Vol. 13, No. 1. – P. 111-124.

Cerenius L., Söderhäll K. Crustacean immunity and complement; a premature comparison? // Amer. Zool. – 1995. – Vol. 35, No. 1. – P. 60-67.

Chapelle G., Peck L.S. Polar gigantism dictated by oxygen availability // Nature. – 1999. – Vol. 399. – P. 114-115.

Chapelle G., Peck L.S. Baikalian gammarids: a key for understanding polar gigantism // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. Vol. 5. – Novosibirsk: IC&G, 2000. – P. 171-173.

De Broyer C., Klages M. A new *Epimeria* (Crustacea, Amphipoda, Paramphithoidae) from the Weddell Sea // Antarctic Science. – 1991. – Vol. 3, No. 2. – P. 159-166.

Dejoux C. The Amphipoda // Lake Titikaka: a synthesis of limnological knowledge. – Dordrecht / Boston / London: Kluwer Academic Publ., 1992a. – P. 346-356.

Dejoux C. The Mollusca // Lake Titikaka: a synthesis of limnological knowledge. – Dordrecht / Boston / London: Kluwer Academic Publ., 1992b. – P. 311-336.

Dybowsky B.N. Beiträge zur näheren Kenntnis der in dem Baikal-See vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden / Herausgegeben von der Russ. Entomol. Gesellsch. zu St. Petersburg. – St. Petersburg: Buchdr. Von W. Besobrasoff und Comp., 1874. – 190 S., 14 Taf.

Dybowski B. Baicalogammaridea. – Gammariden des Baikalsees. 1 Teil. Limnophili Baicalogammarini. (Die den Boden des Sees bewohnenden Formen) // Bull. Intern. de l'Acad. Polonaise des Sci. et des Lettres. Classe des Sci. Mathém. et Natur. Sér. B: Sciences naturelles. – 1924. – No. Suppl. – S. 1-92.

Dybowski B. Beitrag zur Kenntnis der Gammariden des Baikalsees. Die Gattung *Paramicruropus* (Stebbing) // Bull. Intern. de l'Acad. Polonaise des Sci. et des Lettres. Classe des Sci. Mathém. et Natur. Sér. B: Sciences naturelles. – 1927a. – S. 79-94.

Dybowski B. Bemerkungen und Zusätze zu meinen Arbeiten über die Gammariden des Baikalsees. 1924 – 1926. // Bull. Intern. de l'Acad. Polonaise des Sci. et des Lettres. Classe des Sci. Mathém. et Natur. Sér. B: Sciences naturelles. – 1927b. – S. 673-700.

Dybowski B. Synoptisches Verzeichnis mit kurzer Besprechung der Gattungen und Arten dieser Abteilung der Bakalflohkrebse // Bull. Intern. de l'Acad. Polonaise des Sci. et des Lettres. Classe des Sci. Mathém. et Natur. Sér. B: Sciences naturelles. – 1927c. – S. 1-77.

Ekman S. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. V. Ist *Pallasea quadrispinosa* Sars in den nordeuropäischen Binnenseen ein marines Relikt? // Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. – 1918. – Bd. 8, H. 4. – S. 331-337.

Evstigneeva T., Clark P.F., Boxshall G.A. Nocturnal emergence behaviour of the fauna of Lake Baikal, Siberia // Prog. Underwater Sci. – 1991. – No. 16. – P. 85-91.

Fenchel T. Ecology – potentials and limitations. – Oldendorf / Luhe: Ecology Institute, 1987. – 186 p.

Franke H.-D. Mating system of the commensal marine isopod *Jaera hopeana* (Crustacea). I. The male-manka (I) amplexus // Mar. Biol. – 1993. – Vol. 115, No. 1. – P. 63-75.

Ghani N., Tirmizi N.M. Occurence of *Bopyrella saronae* Bourdon & Bruce, 1979 (Isopoda, Epicaridea) in Karachi waters, northern Arabian Sea // Crustaceana. – 1993. – Vol. 65, No. 1. – P. 117-120.

Ginsburger-Vogel T. Intersexuality in *Orchestia mediterranea* Costa, 1853, and *Orchestia aestuarensis* Wildish, 1987 (Amphipoda): a cosequence of hybridization or parasitic infestation? // J. Crustac. Biol. – 1991. – Vol. 11, No. 4. – P. 530-539.

Ginsburger-Vogel T. L'intersexualité chez *Orchestia mediterranea* Costa, 1853, et *Orchestia aestuarensis* Wildish, 1987, n'est pas la conséquence d'une hybridization interspécifique // Bull. Soc. zool. Fr. – 1992. – Vol. 117, No. 2. – P. 203-208.

Gruner H.-E., Moritz M., Dunger W. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. 1. Wirbellose Tiere. Teil 4. Arthropoda (ohne Insecta). – Jena: Gustav Fischer Verl., 1993. – 1279 S.

Halcrow K. Pore canal system and associated cuticular microstructures in amphipod crustaceans // The crustacean integument: Morphology and biochemistry / Ed. M.N.Horst, J.A.Freeman. – Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokio: CRC Press, 1993. – P. 39-77.

Høeg J.T. The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia) // J. Mar. Biol. Assoc. UK. – 1995. – Vol. 75, No. 3. – P. 517-550.

Ingram C.L., Hessler R.R. Distribution and behaviour of scavenging amphipods from the central North Pacific // Deep-Sea Res. – 1983. – Vol. 30. – P. 683-706.

Joshii K., Melnik N.G., Timoshkin O.A., Bondarenko N.A., Anoshko P.N., Yoshioka T., Wada E. Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal // Limnol. Oceanogr. – 1999. – Vol. 44, No. 3. – P. 502-511.

Kamaltynov R.M. On the evolution of Lake Baikal amphipods // Crustaceana. – 1999a. – Vol. 72, No. 8. – P. 921-931.

Kamaltynov R.M. On the higher classification of Lake Baikal amphipods // Crustaceana. – 1999b. – Vol. 72, No. 8. – P. 933-944.

Kamaltynov R.M., Chernykh V.I., Slugina Z.V., Karabanov E.B. The consortium of the sponge *Lubomirskia baicalensis* in Lake Baikal, East Siberia // Hydrobiologia. – 1993. – Vol. 271. – P. 179-189.

Karaman G.S. Revision of the *Echinogammarus* genera-complex (fam. Gammaridae) (69. Contribution to the Knowledge of the Amphipoda) // Arh. Biol. Nauka. – 1975. – Vol. 27, Nos. 1-2. – P. 69-93.

Karaman G.S. Contribution to the Knowledge of the Amphipoda 80. Revision of the genus *Pachyschesis* Bazik., 1945 from Baikal Lake (Fam. Gammaridae) // Пољопривреда и шумарство. – 1976. – Г. 22, № 3. – P. 29-43.

Karaman G.S. Contribution to the Knowledge of the Amphipoda 81. Revision of the genus *Carinurus* Sow., 1915 from Baikal Lake (Fam. Gammaridae) // Пољопривреда и шумарство. – 1977. – Г. 23, № 1. – P. 33-52.

Karaman G.S. New genus of family Gammaridae from Baikal Lake, *Abludogammarus*, n. gen. with reference to genus *Ommatogammarus* Stebb. (Contribution to the Knowledge of the Amphipoda 108) // Montenegrin Acad. Sci. and Arts. Glas. Sect. Nat. Sci. – 1980. – No. 3. – P. 149-167.

Kaufmann R.S. Energetics and feeding ecology of scavenging crustaceans: composition of shallow- and deep-water species // Amer. Zool. – 1991. – Vol. 31, No. 5. – P. 24A.

Lincoln R.J. British marine Amphipoda: Gammaridea. – London: British Museum (Natural History), 1979. – 658 p.

Lindholm W. Kritische Studien zur Molluskenfauna des Baikalsees // Тр. Комиссии по изуч. оз. Байкала. – 1927. – Т. 2. – С. 139-186.

Lopez G., Elmgren R. Feeding depths and organic absorption for the deposit-feeding benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *Pontoporeia femorata* // Limnol. Oceanogr. – 1989. – Vol. 34, No. 6. – P. 982-991.

Markham J.C. Crustacea Isopoda: New records of Bopyridae from New Caledonian waters // Mem. Mus. nat. hist. natur. A. – 1990. – Vol. 145. – P. 55-59.

Martens K. Speciation in ancient lakes // Trends in Ecology and Evolution. – 1997. – Vol. 12, No. 5. – P. 177-182.

Martin P., Goddeeris B., Martens K. Sediment oxygen distribution as an evolutionary mechanism of ecological isolation of benthic species in ancient lakes, with particular reference to the Oligochaeta of Lake Baikal // Workshop on speciation in ancient lakes (Evolution, biodiversity, conservation), 1-5 March 1993. – Brussels: Mont-Rigi, Robertville, 1993. – P. 25-26.

Mashiko K. Insights into the mechanism of speciation in gammarid crustaceans of

Lake Baikal using a population-genetic approach // Advances in Ecological Research. Vol. 31. Ancient Lakes: biodiversity, ecology and evolution. – London: Academic Press, 2000. – P. 221-235.

Mashiko K., Kamaltynov R.M., Sherbakov D.Yu., Morino H. Genetic separation of gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) populations by localized topographic changes in ancient Lake Baikal // Arch. Hydrobiol. – 1997. – Vol. 139, No. 3. – P. 379-387.

Mashiko K., Kamaltynov R.M., Sherbakov D.Yu., Morino H. Genetic separation of gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) populations in Lake Baikal // Biodiversity, Phylogeny and Environment in Lake Baikal. – Otsuchi Mar. Res. Center, Ocean Res. Inst., Univ. Tokyo, 1999. – P. 67-79.

Mashiko K., Kamaltynov R.M., Morino H., Sherbakov D.Yu. Genetic differentiation among gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) populations in Lake Baikal, East Siberia // Arch. Hydrobiol. – 2000. – Vol. 148, No. 2. – P. 249-261.

Melnik N.G., Timoshkin O.A., Sideleva V.G., Pushkin S.V., Mamylov V.S. Hydroacoustic measurement of the density of the Baikal macrozooplankter *Macrohectopus branickii* // Limnol. Oceanogr. – 1993. – Vol. 38, No. 2. – P. 425-434.

Morino H. Specimens of the Baikal amphipods of *Heterogammarus* generic cluster (Crustacea) deposited in the Zoological Institute, St. Petersburg, the Museum für Naturkunde, Berlin, and the Zoologisches Institut und Museum der Universität Hamburg // Natur. Hist. Bull. Ibaraki Univ. – 1998. – Vol. 2. – P. 1-6.

Morino H., Kamaltynov R.M. A preliminary revision of the Baikal amphipod genus *Eulimnogammarus* (Crustacea) // Animal community, environment and phylogeny in Lake Baikal / Ed. N.Miyazaki. – Otsuchi Mar. Res. Center, Ocean Res. Inst., Univ. Tokio, 1997. – P.43-50.

Morino H., Yamauchi M., Kamaltynov R.M., Nakai K., Mashiko K. Amphipod association in the surf belt of Lake Baikal // Biodiversity, Phylogeny and Environment in Lake Baikal. – Otsuchi Mar. Res. Center, Ocean Res. Inst., Univ. Tokyo, 1999. – P. 45-60.

Morino H., Kamaltynov R.M., Nakai K., Mashiko K. Phenetic analysis, trophic specialization and habitat partitioning in the Baikal amphipod genus *Eulimnogammarus* (Crustacea) // Advances in Ecological Research. Vol. 31. Ancient Lakes: biodiversity, ecology and evolution. – London: Academic Press, 2000. – P. 355-376.

Müller H.-G. Asseln als Parasiten mariner Krebse und Fische // Microcosmos. – 1989. – Bd. 78, No. 2. – S. 42-45.

Nakashima Ya. Can small male shrimp achieve copulation in the presence of larger ones? // J. Ethol. – 1995. – Vol. 13, No. 1. – P. 9-16.

Natyaganova A.V. Extraordinary karyotypic differentiation of baikalian endemic isopods (Crustacea) // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. Vol. 1. – Novosibirsk: IC&G, 2000. – P. 76-78.

Ogarkov O.B., Väinölä R., Kamaltynov R.M., Vainio J., Ermokhin M.V., Uzunova S., Sherbakov D.Yu. The Baikalian and Ponto-Caspian focuses of speciations in amphipods: molecular evidence // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. Vol. 5. – Novosibirsk: IC&G, 2000. – P. 189-191.

Peck L.S., Chapelle G. Amphipod gigantism dictated by oxygen availability? Reply // Ecology Letters. – 1999. – Vol. 2. – P. 401-403.

Platvoet D. Side-line organ in gammarids (Crustacea, Amphipoda) // Beaufortia. – 1985. – Vol. 35., No. 7. – P. 129-133.

Popov I.Yu. "Periodic systems of elements" in biology // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. Vol. 1. – Novosibirsk: IC&G, 2000. – P. 211-213.

Rossion R. Un acarien bouleverse les théories de l'evolution // Sci. et vie. – 1991. – No. 890. – P. 70-72.

Rudstam L.G., Melnik N.G., Timoshkin O.A., Hansson S., Pushkin S.V., Nemov

V. Diel dynamics of an aggregation of *Macrohectopus branickii* (Dyb.) (Amphipoda, Gammaridae) in the Barguzin Bay, Lake Baikal, Russia // J. Great Lakes Res. – 1992. – Vol. 18, No. 2. – P. 286-297.

Sainte-Marie B. Feeding and swimming of lysianassid amphipods in shallow cold-water bay // Mar. Biol. – 1986. – Vol. 91. – P. 219-229.

Salemaa H., Heino T. Chromosome numbers of Fennoscandian glacial relict Crustacea // Ann. Zool. Fenn. – 1990. – Vol. 27, No. 3. – P. 207-210.

Salemaa H., Kamaltynov R. Chromosomal relationships of the endemic Amphipoda (Crustacea) in the ancient lakes Ohrid and Baikal // Genetics and evolution of aquatic organisms / Ed. A.R.Beaumont. – London: Chapman & Hall, 1994. – P. 405-414.

Salemaa H., Timoshkin O. Infestation of *Macrohectopus branickii* (Amphipoda) by an unknown sperm-specific parasite (Protista) in lake Baikal // Workshop on speciation in ancient lakes (Evolution, biodiversity, conservation), 1-5 March 1993. – Brussels: Mont-Rigi, Robertville, 1993. – P. 42.

Schellenberg A. Die Tierwelt Deutschlands. Krebstiere oder Crustacea. IV. Fkohkrebse oder Amphipoda // Tierwelt Dtl. – 1942. – Bd. 40. – S. 1-252.

Schram F.R. Crustacea. – New York: Oxford Univ. Press, 1986. – 606 p.

Segerstråle S.G. On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory // Soc. Scient. Fennica. Comment. Biol. – 1957. – Vol. 16. – P. 1-117.

Segerstråle S.G. Observations of summer-breeding in populations of the glacial relict *Pontoporeia affinis* Lindstr. (Crustacea Amphipoda), living at greater depths in the Baltic Sea, with notes on the reproduction of *P. femorata* Kröyer // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1967. – Vol. 1. – P. 55-64.

Segerstråle S.G. The immigration of glacial relicts into Northern Europe in the light of recent geological research // Fennia. – 1982. – Vol. 160, No. 2. – P. 303-312.

Sherbakov D.Yu., Kamaltynov R.M., Ogarkov O.B., Verheyen E. Patterns of evolutionary change in baikalian gammarids inferred from DNA sequences (Crustacea, Amphipoda) // Molecul. Phylogen. Evol. – 1998. – Vol. 10, No. 2. – P. 160-167.

Sherbakov D.Yu., Kamaltynov R.M., Ogarkov O.B., Väinölä R., Vainio J.K., Verheyen E. On the phylogeny of Lake Baikal amphipods in the light of mitochondrial and nuclear DNA sequence data // Crustaceana. – 1999. – Vol. 72, Part 8. – P. 911-919.

Smith A.B., Littlewood D.T.J., Wray G.A. Comparing patterns of evolution: Larval and adult life history stages and ribosomal RNA of post-Palaeozoic echinoids // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. – 1995. – Vol. 349, No. 1327. – P. 11-18.

Spicer J.I., Gaston K.J. Amphipod gigantism dictated by oxygen availability? // Ecology Letters. – 1999. – Vol. 2. – P. 397-401.

Stebbing T.R.R. Amphipoda from the Copenhagen Museum and other sources. Part II. // Transactions Linn. Soc. London. 2nd Ser. Zoology. – 1899. Vol. 7, Part 8. – P. 395-432, Plates 30-35.

Stebbing T.R.R. Amphipoda I. Gammaridea // Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. – 1906. – 21. Lieferung. – P. I-XXXIX, 1-806.

Steele D.H. Comparison of oostegite shapes in some gammaroidean species (Crustacea: Amphipoda) // Bijdr. Dierk. – 1990. – Vol. 60, Nos 3/4. – P. 277-282.

Steele V.J. The distribution and frequency of the type II microtrichs in some gammaridean amphipods // Hydrobiologia. – 1991. – Vol. 223. – P. 35-42.

Stock J.H. Members of Baikal amphipod genera in european waters, with description of a new species, *Eulimnogammarus macrocarpus*, from Spain // Proc. Koninkl. Neder. Akad. Wetenshcappen. – Vol. 72, No. 1. – P. 66-75.

Tachteew V.V. The gammarid genus *Poekilogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Arthropoda Selecta. – 1995. – Vol. 46,

No. 1. – P. 7-64.

Takhteev V.V. The gammarid genus *Plesiogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Arthropoda Selecta. – 1997. – Vol. 6, Nos 1/2. – P. 31-54.

Takhteev V.V. Trends in the Evolution of Baikal Amphipods and Evolutionary Parallels with some Marine Malacostracan Faunas // Advances in Ecological Research. Vol. 31. Ancient Lakes: biodiversity, ecology and evolution. – London: Academic Press, 2000. – P. 197-220.

Thienemann A. Verbreitungsgeschichte der Süsswassertierwelt Europas // Die Binnengewässer. - 1950. – Bd. 18. – 809 S.

Timofeyev M.A., Shatilina J.M., Stom D.I. Experimental study of relation of some siberian gammarids representatives to the temperature // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. Vol. 5. – Novosibirsk: IC&G, 2000. – P. 202-203.

Timoshkin O.A. Biodiversity of Baikal fauna: State-of-the-art (Preliminary analysis) // New scope on boreal ecosystems in East Siberia: Proc. Internat. Workshop, 23-25 Nov. 1994, Kyoto, Japan. – Novosibirsk: SB RAS, Scient. Publ. Center UIGGM SB RAS, 1997. – P. 35-76.

Vader W. Prehensile pereopods in gammaridean Amphipoda // Sarsia. – 1983. – Vol. 68. – P. 139-148.

Vader W. Notes on Norwegian marine Amphipoda. 8. Amphipods found in association with sponges and tunicates // Fauna Norv. Ser. A. – 1984. – Vol. 5. – P. 16-21.

Vader W. *Menigratopsis svennilsoni* (Amphipoda, Lysianassoidea) found in Northern Norway // Fauna Norv. Ser. A. – 1986. – Vol. 7. – P. 47.

Väinölä R. Molecular time scales for evolution in *Mysis* and *Pontoporeia* // Ann. zool. fenn. – 1990. – Vol. 27, No. 3. – P. 211-214.

Väinölä R., Kamaltynov R.M. Species diversity and speciation in the endemic amphipods of Lake Baikal: molecular evidence // Crustaceana. – 1999. – Vol. 72, Part 8. – P. 945-956.

Väinölä R., Kontula T., Kamaltynov R.M. Use of mitochondrial DNA allozyme characters to explore the systematic diversity of Baikal Lake amphipods (genus *Pallasea*) // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. Vol. 5. – Novosibirsk: IC&G, 2000. – P. 204-206.

Weinberg I.V. Spatial and temporal aspects of the species diversity studies of baikalian beach inhabitants // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. Vol. 5. – Novosibirsk: IC&G, 2000. – P. 207-209.

Wildish D.J. Estuarine species of *Orchestia* (Crustacea: Amphipoda: Talitroidea) from Britain // J. mar. Biol. Assoc. U.K. – 1987. – Vol. 67, No. 3. – P. 571-583.

Yociss M.J., Kruger B., Price W.W. Prewalence and host-parasite relationships of the parasitic isopod *Prodaius bigelowiensis* and one of its mysid shrimp hosts *Americamysis bahia*: Abstr. Annu. Meet. Amer. Soc. Zool., Chicago, Dec. 26-30, 1995 // Amer. Zool. – 1995. – Vol. 35, No. 5. – P. 126.

Zerbst-Boroffka I., Grospietsch T., Mekhanikova I. Osmotische und ionale Anpassung von abyssalen Amphipoden an verschiedene Wassertiefen im Baikal // 9. Crustaceologen Tagung, 25.-28. Februar 1999. Abstracts und Teilnehmer. – Berlin: Humboldt Univ. zu Berlin, 1999. – S. 58.

Zerbst-Boroffka I., Grospietsch T., Mekhanikova I., Knopse M. Osmotic and ionic adjustments in abyssal gammarids after acclimation to different water depths in Lake Baikal // Zoology. – 1998. – Vol. 101, Suppl. 1. – P. 71.

Zerbst-Boroffka I., Mekhanikova I., Grospietsch T., Tachteev V. Osmotic and ionic hemolymph concentrations of bathyal and abyssal amphipods in relation to water depth in the Lake Baikal (Siberia) // J. Comp. Physiol. (в печати).